

Beiträge zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklung der Spinnen

Araneida, Labidognatha

Unter besonderer Berücksichtigung der Histogenese
des Zentralnervensystems

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

FRANZ MEIER

aus Basel und Buus (BL)

1965

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

1967

Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Spinnen

Araneida, Labidognatha

Unter besonderer Berücksichtigung der Histogenese
des Zentralnervensystems

INAUGURALDISSERTATION

zur

ERLANGUNG DER WÜRDE EINES DOKTORS DER PHILOSOPHIE

vorgelegt der

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

FRANZ MEIER

aus Basel und Buus (BL)

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

1967

Basel, den 24. November 1965.



UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Band 74 Mai 1967

CURRICULUM VITAE

Als Sohn des Walter Meier, kaufm. Angestellter, Bürger von Buus, und seiner Gattin Fanny Mutschler, wurde ich, Franz Alfred Meier, am 6.1.1929 in Basel geboren.

Ich durchlief die Primar- und Realschule in Basel und besuchte anschliessend ein Jahr die Ecole Primaire in Tramelan. In den Jahren 1946-49 absolvierte ich in der Firma J.R. Geigy AG eine Laborantenlehre.

1951 verheiratete ich mich mit Vera Sobel aus Basel.

Im haematologischen Labor des Blutspendezentrums und in der dermatologischen Universitätsklinik des Bürgerspitals Basel konnte ich 1953/54 meine Berufskenntnisse erweitern. Nach dem Besuch der Maturitätskurse für Berufstätige in Basel erhielt ich 1959 das Maturitätszeugnis.

An der hiesigen Universität immatrikuliert, studierte ich Zoologie, Botanik, Bakteriologie-Hygiene und Physiologie. Während meiner Studien besuchte ich die Vorlesungen und Kurse folgender Dozenten: H. Dahn, H. Erlenmeyer, E. Flückiger, J. Gantner, M. Geiger-Huber, R. Geigy, J. Hürzeler, K. Jaspers, E. Lang, M. Monnier, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reiff, R. Schenkel, W. Stingelin, J. Tomcsik und H. Zoller.

Seit dem 1.9.1963 versehe ich an der Zoologischen Anstalt in Basel die Stelle eines technischen Assistenten.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. A. Portmann an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Spinnen

Araneida, Labidognatha

Unter besonderer Berücksichtigung der Histogenese
des Zentralnervensystems

von

Franz MEIER

Zoologische Anstalt der Universität Basel

mit 19 Figuren und 9 Tafeln

INHALTSÜBERSICHT

	Seite
<i>Einleitung</i>	2
<i>Material und Methoden:</i>	
Haltung und Zucht der Spinnen	4
Histologische Untersuchungsmethodik	4
Liste der untersuchten Arten	6
I. ZUR BRUTBIOLOGIE EINIGER ARANEIDEN:	
Balz und Kopulation	7
Eiablage und Brutpflege	19
Biologie der Jungspinnen	29
II. ZUR POSTEMBRYONALEN ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGIE DER FERNSINNESORGANE:	
Der akustische Sinn	49
Der Erschütterungssinn	51
REV. SUISSE DE ZOOL., T. 74, 1967.	1

Der chemische Sinn	57
Der optische Sinn	60
III. ZUR POSTEMBRYONALEN HISTOGENESE DES ZENTRAL- NERVENSYSTEMS:	
Äussere Morphologie und Lage des Zentralnervensystems . .	69
Mikroskopische Anatomie des Zentralnervensystems	70
Die postembryonale Entwicklung des Zentralnervensystems .	100
<i>Diskussion der Ergebnisse</i>	111
<i>Zusammenfassung</i>	114
<i>Literaturverzeichnis</i>	117
<i>Verzeichnis der Abkürzungen</i>	122

EINLEITUNG

Die allgemeine Anatomie des Zentralnervensystems adulter Araneiden ist schon mehrfach in den Brennpunkt des Interesses morphologischer Studien gerückt worden. Vor allem durch G. SAINT RÉMY 1887, B. HANSTRÖM 1919 und M. BAUMHAUER 1921.

Die Entwicklungsgeschichte dieses Organs dagegen ist nur in der embryonalen Ontogenese von R. LEGENDRE 1959 bei *Dolomedes* und *Tegenaria* bearbeitet worden. Morphologie und Funktion der neurosekretorischen Zellen an subadulten und adulten Spinnen anderseits wurde von H. KÜHNE 1959 in einer speziellen Problemstellung zu erhellen versucht. Über die postembryonale Histogenese des Zentralnervensystems liegen keine Veröffentlichungen vor. Diese Lücke soll durch die vorliegende Arbeit geschlossen werden.

Schon der erste Untersucher des Araneidenzentralnervensystems, SAINT RÉMY, hat 1887 bei den einzelnen Spinnenfamilien eine erstaunliche Verschiedenartigkeit in der anatomischen Struktur dieses Organs festgestellt. Viele Anzeichen sprechen dafür, dass die strukturelle Verschiedenheit dieses Nervenzentrums mit der phylogenetischen Stellung der einzelnen Spinnenfamilien einerseits und der Integration der Sinnesleistung anderseits in Beziehung steht.

Währenddem sich im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung die Neuroblasten zu Neuronen spezifischer Struktur aus-

differenzieren, vermehrt sich quantitativ die Fasermasse des ZNS auf das 150—300 fache. Aus dem anfänglich diffusen Geflecht kurzer Neuritstummel gliedert sich ein reich strukturiertes, aus Ganglien, Commissuren und Synapsenfeldern bestehendes Neuropilem. Diesen Faseraufbau zu verfolgen schien mir besonders verlockend, da eine einwandfreie Methode der histologischen Faserdarstellung den früheren Autoren nicht zu Gebote stand.

Da nach meiner Arbeitshypothese der spezifische Aufbau des Zentralnervensystems eng verknüpft ist mit der postembryonalen Entwicklung im Allgemeinen, und der Entwicklung der Fernsinnesorgane im Speziellen, lag es nahe, die Brutbiologie und die Sinnesphysiologie soweit sie sich auf das allgemeine und spezielle Verhalten auswirkte, in die Studien miteinzubeziehen. Dabei wurde die postembryonale Entwicklung der zu untersuchenden Tiere hineingestellt in den gesamten Lebensablauf des betreffenden Spinnen-Kollektivs. Balz und Kopulation wurden auf Grund sinnesphysiologischer Erwägungen in die Untersuchungen eingeschlossen.

Bei der Auswahl der zu untersuchenden Spinnenarten wurde darauf geachtet, sowohl typenmässig als auch phylogenetisch einander fernstehende Spinnenfamilien ins Blickfeld zu ziehen, um den Vergleich fruchtbar zu gestalten. So wählte ich als stammesgeschichtlich primäre Form die Röhrenspinnen, dann die evoluierten, vagabundären Wolf- und Krabbenspinnen, danaben vom sedentären Typus, die Radnetz- und Trichterspinnen.

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1962-65 in der Zoologischen Anstalt der Universität Basel, unter der Leitung von Herrn Prof. A. Portmann.

Ich möchte nicht versäumen, an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer herzlich zu danken. Er hat den Fortgang dieser Studie stets mit regem Interesse verfolgt und durch manche wertvolle Anregung wesentlich bereichert.

MATERIAL UND METHODEN

AUSWAHL DES TIERMATERIALS

Entsprechend unserer Arbeitshypothese wurde die Auslese der untersuchten Spinnenarten nicht in erster Linie nach systema-

tischen Gesichtspunkten vorgenommen. Ausschlaggebend für die Auswahl war vielmehr die Zielsetzung, voneinander abweichende oekologische Typen innerhalb der Ordnung *Araneida* miteinander zu vergleichen. Aber auch darin war Einschränkung erforderlich. Ich legte mich fest auf die Untersuchung von fünf Familien: eine vom primären Typus der Röhrenspinnen (*Dysderidae*), von abgeleiteten Typen je zwei Familien: von den Vagabundae (*Lycosidae* und *Thomisidae*) und den *Sedentariae* (*Argiopidae* und *Agelelidae*). Dabei habe ich pro Familie je eine Art sehr genau beobachtet und mit Daten belegt, während andere Gattungen und Arten derselben Familie nur insoweit untersucht wurden, als dies zum Nachweis familienspezifischer Merkmale notwendig erschien.

HALTUNG DER SPINNEN IM LABORATORIUM

Die zu beobachtenden Tiere wurden einzeln in Glaszylindern von 80 cm² Bodenfläche und 16 cm Höhe gehalten. Als Verschluss diente ein perforierter Plastikdeckel. Der Innenraum dieser Behälter wurde zum Teil mit Filterpapier ausgeschlagen und mit den jeweils entsprechenden Materialien (Moos, Laub, Genist, Stroh) ausgestattet. Wöchentlich ein- bis zweimal wurde ein mit frischem Wasser getränkter Filterpapierstreifen zur Deckung des Flüssigkeitsbedarfes der Spinnen eingehängt. Die Fütterung erfolgte 2—3 mal pro Woche, je nach Grösse der Spinnen, mit *Drosophila melanogaster* oder *Musca domestica* Imagines. Letztere wurden mir freundlicherweise von der Firma J.R. Geigy A.G. zur Verfügung gestellt. Die Dysderiden erhielten *Asellus scaber* in verschiedenen Stadien. Zur Kopulation und Eiablage wurden Netzspinnen in Käfige von 21 × 21 × 30 cm, die mit einer Glastüre versehen waren, verbracht. Für die vagabundierenden Wolfs- und Krabbspinnen dienten zu diesem Zweck Akkumulatorengläser von 20 × 30 × 20 cm Grösse.

HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGSMETHODIK

I. Fixierung

Je nach der vorgesehenen Aufarbeitung wurden narkotisierte Tiere in folgender Fixantien behandelt:

a) Bouin-Dubosq: 48 Std., zur Neurofibrillendarstellung

- b) Carnoy: 2—4 Std., für cytologische Untersuchungen
- c) Helly: 2—4 Std., zur Darstellung der neurosekretorischen Zellen

II. Vorbehandlung

Die Entwässerung der Objekte erfolgte auf übliche Weise durch eine Alkoholreihe. Zur Verminderung des Hart- und Sprödwerdens der Dottersubstanz wurde der absolute Alkohol und das Methylbenzoat durch eine abgestufte Terpeneolreihe ersetzt. Nach der Einbettung in Paraffin (Smp 57—58° C) wurden Mikrotomschnitte zu 12 μ für Faserpräparate, bzw. zu 6 μ für cytologische Präparate hergestellt.

III. Färbemethoden

- a) Faserdarstellung: Modifikation der Silberimprägnation nach Bodian mit Albumosesilber:

Einstellen der entparaffinierten Schnitte in eine Lösung von 1% Albumosesilber (Merck) über gereinigten Kupferspähen während 24 Std. bei 40° C. Reduzieren mit Hydrochinon-Natriumsulfit.

Tönen der Objekte in angesäuerter 1%iger Goldchloridlösung. Überführen in Oxalsäure 3% 2—5 Minuten. Fixieren der Schnitte 5 bis 10 Minuten in 5%iger Natriumthiosulfatlösung.

- b) Mikroskopische Anatomie und Cytologie des ZNS: Haematoxylin nach Weigert, Gegenfärbung mit Benzopurpurin, Saures Haemalaun, Azanfärbung.
- c) Darstellung der neurosekretorischen Zellen: Haematoxylin-Phloxin nach Gomori, Trichromfärbung nach Masson, Picro-Indigocarmin.

Im einzelnen wurden folgende Spinnen gehalten und beobachtet:

Typus	Familie	Art	Provenienz
Röhrenspinnen	<i>Dysderidae</i> :	<i>Dysdera crocata</i> Koch	Banyuls-sur-Mer (Pyrénées orientales)
		<i>Dysdera erythrina</i> Walckenaer	Grenzacherhorn (Oberrhein)
		<i>Segestria senoculata</i> L.	Sierentzer Hard (Elsass)
Vagabundäre Spinnen	<i>Lycosidae</i> :	<i>Lycosa saccata</i> L.	Sierentzer Hard
		<i>Lycosa hortensis</i> Thorell	Basel-Landschaft
		<i>Trochosa ruricola</i> de Geer	Basel-Landschaft
		<i>Trochosa terricola</i> Thorell	Sierentzer Hard
	<i>Thomisidae</i> :	<i>Xysticus Kochii</i> Thorell	Basel-Landschaft
		<i>Xysticus cristatus</i> Clerck	Banyuls-sur-Mer
		<i>Misumena vatia</i> Clerck	Basel-Landschaft
Sedentäre Spinnen	<i>Argiopidae</i> :	<i>Aranea cornuta</i> Clerck	Basel-Landschaft
		<i>Aranea quadrata</i> Clerck	Basel-Landschaft
		<i>Aranea marmorea</i> Clerck	Basel-Landschaft
	<i>Agelenidae</i> :	<i>Agelena labyrinthica</i> L.	Basel-Landschaft
		<i>Coelotes atropos</i> Walckenaer	Basel-Landschaft
		<i>Tegenaria parietina</i> Fourcr.	Basel-Landschaft

I. ZUR BRUTBIOLOGIE VERSCHIEDENER ARANEIDEN

BALZ UND KOPULATION

Die ausgedehntesten und intensivsten Studien über die Sexualbiologie der Spinnen hat U. GERHARDT unternommen. Mit dem Ziel phylogenetische Zusammenhänge durch Begattungsmerkmale nachzuweisen, wurden von diesem Autor in den Jahren 1926-31 über 60 Arten mitteleuropäischer und mediterraner Spinnen beobachtet. Bemerkenswert ist die Ansicht Gerhardts, dass in Bezug auf den ganzen Komplex der Fortpflanzungsbiologie der Bau der Kopulationsorgane sekundärer, das Sexualverhalten hingegen primärer Natur sei.

In der hier folgenden Beschreibung soll die Reihe der sexualbiologisch untersuchten Arten erweitert werden (GERHARDT hat *Dysdera crocata* nicht beobachten und *Xysticus viaticus* im Labor nicht halten können). Ferner scheint es im Hinblick auf sinnesphysiologische Erwägungen zweckmässig, den Akzent hier auf die Werbung (Balz) zu legen, während GERHARDT sich vorwiegend auf den mechanischen Ablauf der Tasterfüllung des Männchens und den Akt der Begattung selbst, konzentriert hat.

Dysdera crocata

Vorspiel der Kopulation ist wie in jedem Fall die Füllung der männlichen Taster mit Spermien. In der für Dysderiden typischen Weise wird die auf einem kleinen Netzchen deponierte Spermaflüssigkeit von den Pedipalpen alternierend aufgenommen. Bei wiederholten Gelegenheiten hat sich gezeigt, dass eine Tasterfüllung des Männchens für mehrere Kopulationen ev. verschiedener Weibchen ausreicht. Wenn GERHARDT davon spricht von einer Werbung bei Dysderiden könne kaum die Rede sein, so möchte ich für den Fall von *D. crocata* den Ablauf der Annäherung des Männchens doch im Detail beschreiben, da Gerhardt nur *Segestria* und *Harpactes* beobachtet hat. Ich glaube im Falle von *D. crocata* komme Werbung vor, auch wenn sie im Vergleich mit andern Spinnenfamilien als sehr primitiv bezeichnet werden muss.

Wenn ein Männchen in die Nähe der Wohnröhre eines Weibchens kommt, wird es sofort unruhig. Es scheint dies auf einer chemischen Wahrnehmung, durch das Gespinst vermittelt, zu beruhen; denn auch wenn Männchen in Kontakt mit momentan unbewohnten Wohnröhren reifer Weibchen geraten, tritt die Erregung ein. Die Reaktion fällt hingegen aus, wenn das begattungsbereite Männchen in Kontakt mit dem Gespinst eines juvenilen Artgenossen tritt. Einige Sekunden nach dem Erregungszustand wird das Männchen ruhiger. Mit weit gespreizten Extremitäten tastet es nun mit grösster Behutsamkeit die nächste Umgebung ab. An dieser Tätigkeit sind in erster Linie die beiden ersten Gehbeinpaare beteiligt; die Pedipalpen verharren ruhig. Dieses suchende Tasten kann sich über Minuten erstrecken. Es wird erst abgebrochen, wenn der Kontakt mit dem Weibchen hergestellt ist. Nun gerät auch das Weibchen, das sich bis anhin völlig ruhig verhalten hat, in Erregung. Es hebt nun unmittelbar ein eifriges gegenseitiges Betasten an. Charakteristischerweise werden dabei die Cheliceren, vor allem des Männchens, maximal eingeschlagen (Demutsbewegung?). Ziel der männlichen Tastbewegungen ist sehr bald die Gegend der Epigyne. Nachdem sich das Weibchen beruhigt hat, was sehr rasch geschieht, schiebt sich das Männchen frontal unter seinen Geschlechtspartner. Hierauf wird das Weibchen, mit nunmehr weit gespreizten Cheliceren, aber eingeschlagenen Klauen, unter dem *Prosoma* leicht angehoben. Das *Prosoma* des Weibchens ruht somit auf den Cheliceren des Männchens, währenddem das *Opistosoma* durch die vorderen Beinpaare des Männchens abgestützt wird. Nun folgt der Akt der eigentlichen Kopulation. Die Epigyne des Weibchens wird zunächst eingespeichelt, dann erfolgt die simultane Insertion der Taster. Es wurden folgende Zeiten der Kopulation gemessen:

10.4.64		1 Std. 35 Min.
12.4.64		2 Std. 05 Min.
10.4.64		1 Std. 47 Min.
10.4.64		1 Std. 11 Min.
15.4.64		1 Std. 19 Min.
15.4.64		1 Std. 08 Min.

Die Trennung der Geschlechtspartner erfolgte in den beobachteten Fällen stets friedlich. Oft blieb das Männchen in der Nähe der

weiblichen Wohnröhre, um etwa nach Tagesfrist Werbung und Kopulation zu wiederholen.

Lycosa terricola

In den Monaten April, Mai und Juni der Jahre 1962-64 wurden mehrfach, teils im Freien, teils in der Laborzucht, balzende Lycosiden beobachtet. Balz und Kopulation von Lycosiden sind zwar von GERHARDT, BRISTOWE und anderen beschrieben, doch lag das Interesse dieser Autoren vor allem auf dem Geschlechtsakt selbst.

Bei unseren Beobachtungen wurde das Augenmerk zusätzlich auf das Verhalten der Geschlechtspartner vor der Kopulation gerichtet. Dabei kam deutlich zum Ausdruck, dass sowohl das einleitende Vorspiel, als auch der sog. Balztanz des Männchens mit dem charakteristischen *Signalisieren* sich in erster Linie an den optischen Sinn des Partners richtet, was im Vergleich zu anderen Spinnentypen nicht unwesentlich erscheint. Für die Dauer des eigentlichen Kopulationsaktes wurden folgende Zeiten gemessen:

31.4.62	11½ Std.	2.5.63	2 Std.
31.4.62	2 „	2.5.63	1 „
1.5.63	1 „	8.5.64	2 „
1.5.63	1½ „	10.5.64	1 „

Xysticus kochii

Es war seinerzeit (1924) GERHARDT nicht gelungen, Tiere dieser Art längere Zeit zu halten und zur Reife zu bringen. Seine Beschreibung der Sexualbiologie dieser Krabbenspinne gründet sich auf zwei Feldbeobachtungen im Monat Mai des Jahres 1922 und konzentriert sich auf den Kopulationsakt im Speziellen. Das Vorspiel zur Kopulation beschreibt Gerhardt mit den Worten: ... von einer eigentlichen Werbung konnte nicht wohl die Rede sein.

Im Laufe der hier durchgeführten Untersuchungen wurde das Sexualverhalten dieser Spinnen an mehr als einem Dutzend Paaren über grössere Zeiträume beobachtet. Ich glaube daher mit der folgenden Beschreibung eine Ergänzung zu Gerhardts Sexual-

biologie der Spinnen liefern zu können. Da die Kopulation von Gerhardt auf den Monat Mai fixiert wurde ist festzuhalten, dass die Tiere jederzeit kopulieren, sofern sie ihr Adultstadium erreicht haben, und die nötigen klimatischen Bedingungen (Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Lichtverhältnisse) gegeben sind.

In diesem Sinne haben in meiner Laborzucht Adult-Tiere auch in den Monaten November, Februar, März und April kopuliert.

Sehr auffällig erschien mir die bis dahin nicht beschriebene Tatsache, dass kopulationsbereite Tiere beiderlei Geschlechts nach allen Richtungen ausgiebig Fäden spannen, was sie vorher nur gelegentlich tun. Frisch gesponnene Fäden werden aber vom Partner sofort als geschlechtsspezifisch erkannt. Bei der Berührung solcher Fäden reagieren Männchen sofort durch Einnehmen der Duck-Stellung. Allmählich heben behutsam suchende Bewegungen entlang den Fäden des Partners an. Dieses Suchen, durch schleichende Bewegungen charakterisiert, kann sehr lange dauern — speziell wenn experimentell der Partner entfernt wurde — es erstreckt sich über Stunden. Treffen aber die Partner zusammen, so schreiten sie rasch zur Kopulation. Das Weibchen gerät schon nach kurzer intensiver Betastung durch das Männchen in einen Zustand der Bewegungslosigkeit. Der Kopulationsakt spielt sich in der von GERHARDT beschriebenen Weise ab. Ich habe GERHARDTS Beschreibung im Einzelnen nichts beizufügen. Allerdings darf die Stellung des Männchens, das anfänglich das *Opistosoma* des Weibchens besteigt und dann unter dessen Körper kriecht, nicht wie GERHARDT meint, unbedingt als Regel gelten. Ich konnte dreimal *Xysticus*-Männchen beobachten, die die in unbeweglicher Starre verharrenden Weibchen geschickt auf den Rücken drehten und dann von oben her kommend die Pedipalpen in die weibliche Geschlechtsöffnung inserierten.

Wie dieses Beispiel zeigt, darf nicht, wie dies oft geschehen ist, die Stellung der Partner bei der Begattung allein als absolut signifikantes und konservatives Kriterium der Sexualbiologie der Spinnen betrachtet werden.

Aranea cornuta

Balz und Kopulation von *Aranea cornuta* ist bis anhin im Einzelnen noch nicht beschrieben worden. GERHARDT (1927) hat

in seiner Zusammenfassung allerdings die allgemeine Feststellung gemacht, dass innerhalb der Familie der Argiopiden die Sexualbiologie ziemlich einheitlich sei. Ich kann dies ohne Einschränkung für den Fall der *Aranea cornuta* bestätigen. Die einzelnen Phasen der Werbung und Begattung (dieser Art) decken sich absolut mit der Beschreibung wie sie von GERHARDT für *Aranea diademata* oder *Aranea marmorea* gegeben hat. Lediglich im Punkte der Tageszeit der stattfindenden Werbung konnte ich eine Abweichung feststellen. GERHARDT hat Kopulation von *Aranea diademata* hauptsächlich vormittags, von *Aranea marmorea* nachmittags beobachtet. Alle meine Befunde, und zwar für freilebende Tiere, wie auch solche der Laborzuchten, zeigten Werbung und Kopulation von 18 bis 21 Uhr. Am häufigsten jeweils während der Dämmerung. Was die Angriffslust der Weibchen auf ihre Sexualpartner anbetrifft, so konnte im Falle der *Aranea cornuta* experimentell eindeutig festgestellt werden, dass sie von zwei Faktoren abhängig ist. Erstens vom postnuptialen Häutungszustand und zweitens von den Beutetieren im Netz. Wohlgenährte oder in Häutung befindliche Weibchen duldeten Männchen über Wochen in ihrem Käfig am Rande des Fangnetzes. Und zwar hielten sich die Männchen tagsüber in Ruhestellung nur wenige cm vom Weibchen entfernt auf, währenddem sie abends im Netze des Weibchens der Nahrung nachgingen. Weibliche Hungertiere dagegen, frassen ihre Geschlechtspartner meist schon vor der Kopula, sicher aber wenige Tage nach dem Geschlechtsakt, auf.

Um Vergleichsmöglichkeiten mit den andern in dieser Studie beschriebenen Spinnenfamilien zu gewährleisten, und um die Detailbeobachtungen Gerhards zu ergänzen, gebe ich im Folgenden eine kurze Beschreibung der Werbung und Begattung von *Aranea cornuta* wieder.

Ausgangspunkt der Werbung ist in jedem Fall (auch wenn kein weibliches Radnetz vorliegt) das Spinnen eines Werbefadens durch das Männchen. An diesem Werbefaden, der im weiblichen Netz oder Schlupfwinkelgespinnst verankert wird, trommelt und zupft nun das männliche Tiere solange, bis das Weibchen darauf aufmerksam wird und sich auf diesen Werbefaden begibt. In diesem Stadium sind Männchen und Weibchen sichtlich erregt, was sich an ihren heftigen Pedipalpenbewegungen erkennen lässt. Sehr rasch wird nun der Berührungskontakt gesucht. Sobald dieser erfolgt ist

hebt ein wechselseitiges Vorrücken und Zurückweichen, unter jeweiliger kurzer Kontaktnahme, an. Dieses Hin und Her kann sich unter Umständen über Stunden erstrecken. Plötzlich wird das Weibchen vom Männchen besprungen; es wird während weniger Sekunden ein Taster inseriert. Hierauf erfolgt die Trennung des Paares. Eine neue Phase der Werbung leitet eine nächste Tasterinsertion ein. In der Regel wurden 2—4 je 6—10 Sekunden dauernde Insertionen festgestellt.

Bei *Aranea cornuta* ist für die Kopulation in bezug auf die Jahreszeiten kein fester Termin gesetzt. Während im Freien Kopulationen vor allem in den Monaten April/Mai (überwinterter Tiere) oder dann im August/September (Tiere der Sommersaison) beobachtet werden, können in Laborzuchten, nach meinen Beobachtungen, bei geeigneten klimatischen Bedingungen, auch in den Wintermonaten von Dezember bis Februar Kopulationen stattfinden.

Agelena labyrinthica

Das Sexualverhalten von *Agelena labyrinthica* ist von M. HOLZAPFEL (1935) eingehend untersucht und beschrieben worden.

Unsere Beobachtungen waren völlig übereinstimmend mit den Befunden von HOLZAPFEL. Sie zeigten typisches Netzspinnen-Verhalten; d.h. das die Kopulation einleitende Vorspiel des Männchens besteht vor allem in der Auslösung vibratorischer und taktiler Reize. Diese werden zunächst auf das Netz, und bei Begattungsbereitschaft anschliessend auf verschiedene Körperregionen des Weibchens selbst, appliziert. Für die Dauer des Kopulationsaktes wurden folgende Zeiten registriert:

6.7.63	2½	Std.	Taster-Wechsel nach	27, 52, 133	Min.
7.7.63	5¾	„	„	42, 69, 90, 170, 240	Min.
6.7.63	4½	„	„	21, 40, 60, 98, 150, 210	Min.
8.7.63	7	„	„	44, 70, 147, 240, 263, 350	Min.
8.7.63	½	„	„	—	
9.7.63	5¼	„	„	29, 66, 90, 152, 230, 260	Min.

Vergleicht man das sexualbiologische Verhalten der einzelnen Spinnenfamilien miteinander, so lassen sich die Besonderheiten am besten etwa nach folgender Fragestellung differenzieren:

Dysderidae

Lycosidae

Thomisidae

Argiopidae

Agelenidae

Wie kommt das Zusammenfinden der Geschlechter zustande?

Zufällig

Zufällig

Begrenzt
Gezielt

Gezielt

Gezielt

Welche spezifischen Reize werden vom Geschlechtspartner beantwortet?

Betasten

Signalisieren; Betrachten
Betasten

Zupfen, Rucken; Vibrieren, Rucken
Betasten

An welche Sinnesorgane des Weibchens ist die Werbung des Männchens adressiert?

Tastsinn

Gesichtssinn; Gesichtssinn
Tastsinn

Vibrationssinn; Vibrationssinn
Tastsinn

Wie verhält sich das Weibchen während der Kopulation?

Indifferent

Aktiv

Bewegungs-
los starr

Aktiv

Bewegungslos
starr

TABELLE I.

*Kopulation und Eiablage von Dysdera crocata.*Konditionierung: Temp. 20° C $\pm$ 2° C
R.L.F. 65-75%

Provenienz	Alter	Kopula	1. Eiablage	Intervall	2. Eiablage	Intervall	3. Eiablage	Intervall	4. Eiablage	Intervall
<i>Banyuls-s-Mer</i> eingefangen am 4.3.1964	♂ + ♀ adult	13.4.64	20.4.64	7 Tg	20.5.64	30 Tg	18.6.64	38 Tg	13.7.64	25 Tg
	„	13.4.64	18.4.64	5 Tg	19.5.64	31 Tg				
	„	14.4.64	20.4.64	6 Tg	17.5.64	27 Tg	20.6.64	33 Tg		
	„	18.4.64	28.4.64	10 Tg	27.5.64	29 Tg	21.6.64	24 Tg	15.7.64	26 Tg
	„	13.4.64	23.4.64	10 Tg	25.5.64	32 Tg				
	„	18.4.64	29.4.64	11 Tg	30.5.64	31 Tg	27.6.64	31 Tg		

TABELLE II.

*Kopulation und Eiablage von Lycosa saccata.*Konditionierung: Temp. $20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$
R.L.F. 65–75%

Provenienz	Alter	Kapula	1. Eiablage	Intervall	2. Eiablage	Intervall	3. Eiablage	Intervall
<i>Sierentzer Hard</i> Aufzucht sub- adulte Tiere	♂ + ♀ adult	1.5.63	12.5.63	11 Tg	5.6.63	21 Tg		
	"	1.5.63	14.5.63	13 Tg	9.6.63	26 Tg	4.7.63	25 Tg
	"	1.5.63	15.5.63	14 Tg	12.6.63	28 Tg	9.7.63	27 Tg
	"	6.5.63	20.5.63	11 Tg	18.6.63	29 Tg		
	"	7.5.63	20.5.63	13 Tg	17.6.63	28 Tg	15.7.63	28 Tg
	"	9.5.63	23.5.63	11 Tg	21.6.63	29 Tg		

TABELLE III.

*Kopulation und Eiablage von Xysticus kochii.*Konditionierung: Temp. 20° C. + 2° C.
R.L.F. 65—75 %

Provenienz	Alter	Kapula	1. Eiablage	Intervall	2. Eiablage	Intervall	3. Eiablage	Intervall
<i>Laborzucht</i>	♂ + ♀							
	7 Mt.	22.2.64	13.3.64	20 Tg				
	7 Mt.	22.2.64	15.3.64	22 Tg	19.4.64	35 Tg		
	9 Mt.	2.4.64	23.4.64	21 Tg				
	9 Mt.	2.4.64	25.4.64	23 Tg	27.5.64	32 Tg		
	9 Mt.	2.4.64	22.4.64	20 Tg	26.5.64	34 Tg	29.6.64	33 Tg
	9 Mt.	2.4.64	24.4.64	22 Tg				

TABELLE IV.

Kopulation und Eiablage von Aranea cornula.

Konditionierung: Temp. 20° C ± 2° C
R.L.F. 65–75%

Provenienz	Alter	Kopula	1. Eiablage	Intervall	2. Eiablage	Intervall	3. Eiablage	Intervall
<i>Laborzucht</i>	♂ 173 Tg ♀ 159 "	26. 9.62	19.10.62	23 Tg	9.11.62	21 Tg	22.11.62	13 Tg
	♂ 163 " ♀ 166 "	26. 9.62	22.10.62	26 Tg	4.11.62	12 Tg	2.12.62	29 Tg
	♂ 182 " ♀ 188 "	2.10.62	23.10.62	21 Tg	6.11.62	14 Tg		
	♂ 137 " ♀ 155 "	2.10.62	28.10.62	26 Tg	9.11.62	12 Tg	22.11.62	13 Tg
	♂ 163 " ♀ 182 "	27. 9.62	29.10.62	31 Tg	5.11.62	7 Tg	14.11.62	9 Tg
	♂ 141 " ♀ 167 "	2.10.62	10.11.62	39 Tg	10.12.62	29 Tg		

TABELLE V.

*Kopulation und Eiablage von Agelena labyrinthica.*Konditionierung: Temp. 20° C ± 2° C
R.L.F. 65—75%

Provenienz	Alter	Kapula	1. Eiablage	Intervall	2. Eiablage	Intervall	3. Eiablage	Intervall
<i>Basel-Landschaft</i> Aufzucht sub- adulter Tiere	♂ + ♀ adult	10.8.63	27.8.63	17 Tg	18.9.63	22 Tg		
	"	13.8.63	30.8.63	17 Tg	17.9.63	18 Tg		
	"	14.8.63	30.8.63	16 Tg	15.9.63	16 Tg	2.10.63	17 Tg
	"	13.8.63	28.8.63	15 Tg	18.9.63	21 Tg		
	"	9.8.63	24.8.63	15 Tg	15.9.63	21 Tg	1.10.63	16 Tg
	"	10.8.63	25.8.63	15 Tg	17.9.63	23 Tg		

EIABLAGUNG UND BRUTPFLEGE

Über die Eiablage und Brutpflege der Araneiden berichtet E. NIELSEN auf breiter Basis in seinem umfangreichen Werk: *The Biology of Spiders* (1931). Der Umstand aber, dass dieses reich illustrierte Werk vor allem die dänische Fauna berücksichtigt, mehr noch, dass der zweite, grössere Teil nur in dänischer Sprache herausgegeben worden ist, hat seine Kenntnis und Verbreitung wesentlich beeinträchtigt. Daneben begegnet man nur wenigen Arbeiten die diesen Gegenstand eingehend behandeln. Meist sind es Monographien. Ein neulich erschienenenes vergleichendes Werk über die Brutfürsorge heimischer Spinnen von J. PÖTZSCH (1963) bringt ausser einigen sehr guten Photographien nichts neues.

Wie wage und unsicher die Kenntnis speziell der Brutbiologie der Spinnen ist, mag man daraus ersehen, dass einer der besten Araneiden-Kenner, Friedr. DAHL in der „Tierwelt Deutschlands“ (1953) über die Dysderidenbrutpflege folgendes schreibt: „Das Weibchen scheint die Eier bis zum Ausschlüpfen zu bewachen“. In Wirklichkeit bewacht *Dysdera erythrina*, von der hier die Rede ist, nicht nur die Eier bis zum Ausschlüpfen, sondern auch die geschlüpften Jungtiere bis zum Ende des zweiten Häutungsstadiums. Darüber hinaus werden die Jungtiere im mütterlichen Nest vom Dysderidenweibchen, mit ans Nest geschleppten Beutetieren, vorsorglich ernährt.

Bei der Aufzucht von Vertretern der fünf von mir untersuchten Spinnenfamilien konnte mancherlei Neues beobachtet werden, das ich je an einem Beispiel pro Familie kurz festhalten möchte. Durch die bis anhin fehlende, und hier genau protokollierte Angabe von Daten der Kopulation, Eiablage und des Schlüpfmoments, lässt sich die Kenntnis der Brutbiologie der Spinnen wohl etwas vertiefen. Darüber hinaus scheinen die aus dem Vergleich sich ergebenden Sachverhalte, für das Verständnis der embryonalen und postembryonalen Entwicklung verschiedener Araneiden, nicht ohne Bedeutung zu sein.

Dysdera crocata

Wenige Tage bevor Dysderidenweibchen Eier ablegen, spinnen sie eine weiträumige Wohnröhre, die etwa das 3—4 fache Volumen

eines normalen Wohngespinstes ausmacht. In diese Wohnröhre wird nachts das aus 20—40 Eiern bestehende Gelege deponiert. Die Eier liegen frei, zu einem Klumpen agglutiniert, in der Wohnröhre und werden nicht, wie das bei anderen Spinnen die Regel ist, von einem Cocongespinst, umgeben.

Das Gelege wird nun im wahrsten Sinne des Wortes vom Muttertier bewacht. Das Weibchen nimmt während der embryonalen Brutdauer keine Nahrung auf. Es verlässt die Wohnröhre niemals infolge von Erschütterungen des Untergrundes, intensiver Belichtung oder geringfügiger Beschädigung des Wohngespinstes, wie dies ausserhalb der Brutzeit die Regel ist. Im Falle von „Gefahr“ bemerkt man vielmehr, wie das Weibchen sich gleichsam schützend über ihr Gelege beugt. Versucht man, das Muttertier gewaltsam aus der Wohnröhre herauszutreiben, so hält es mit heftigen Angriffen und Bissen gegen eindringende Gegenstände nicht zurück. Leicht beschädigte Wohnröhren werden spätestens in der folgenden Nacht repariert. Durch experimentellen Eingriff von ihrem Gelege isolierte Weibchen setzen am neuen Standort unverzüglich mit Suchaktionen ein. Auch nach Stunden der Trennung vom Gelege wird vom letzteren, sobald dies möglich ist, wieder Besitz ergriffen. Hingegen wird niemals eine fremde Wohnröhre besetzt oder eine fremde Brut bewacht. Auch ein Austausch des Brutgutes ist nicht möglich. Die Tiere scheinen stimmungsmässig in ihrem Brutgeschäft absolut fixiert zu sein, denn sie reagieren fatalistisch bei jedem grösseren experimentellen Eingriff. Jeder Versuch des Austausches des Brutgutes hat zur Folge, dass die Muttertiere ihre eigene Brut — handle es sich dabei um Eier oder um geschlüpfte Jungtiere — vollständig auffressen. Im Vergleich mit andern Spinnen darf wohl schon an dieser Stelle festgehalten werden: die Plastizität des Brutinstinktes bei Dysderiden ist ausserordentlich gering.

Auch postembryonal ist die Brutpflege der Dysderiden sehr ausgeprägt. Das Muttertier sorgt nicht nur für Geborgenheit, Schutz und Reinlichkeit in der Wohnröhre; wenige Tage nach Vollendung der zweiten Häutung der Jungtiere, wird vom Weibchen auch Nahrung herbeigeschafft. Es werden z.B. auf nächtlichen Raubzügen erbeutete Asseln getötet und hart an der Wandung der relativ lockeren Wohnröhre deponiert, sodass sich die Jungtiere durch das Netzwerk des Gespinstes hindurch an dem Beutetier

gütlich tun können. Diese ausgeprägte und vielseitige Brutpflege, wie sie bei keiner anderen Spinnenfamilie in der Weise bekannt ist, erstreckt sich auf eine ganze Häutungsperiode der Jungtiere. Nach der dritten Häutung verlassen die Jungen die mütterliche Wohnröhre. Sie bleiben auch weiterhin auf engem Raum und schwärmen nicht, wie dies bei anderen Spinnen üblich ist, am eigenen Faden durch die Luft fliegend, aus.

Lycosidae

Über die Eiablage und Brutpflege der Lycosiden liegen zahlreiche Publikationen vor. BRISTOWE 1958, FABRE 1879, HENKING 1891, MEYER 1928, VON ORELLI-SCHÜTZ 1961, PECKHAM 1887 und RABAUD 1927, sind die wichtigsten Autoren. Die Beobachtungen dieser Forscher sind aber sehr unterschiedlich und ihre Deutung oft widersprechend. Es ist deshalb nicht möglich, auf Grund der bestehenden Literatur ein abgerundetes Bild über die Eiablage und Brutpflege der Lycosiden zu gewinnen. Einige der oben genannten Autoren haben mit brutpflegenden Lycosidenweibchen auch experimentiert. Hier ist der Vergleich der Resultate noch verwirrender als bei der normalen Brutbiologie. Greifen wir beispielsweise den sinnesphysiologischen Mechanismus des Cocon-Erkennens heraus, so finden wir, dass RABAUD und HENKING die Struktur der Oberfläche, FABRE und PECKHAM das Gewicht, VON ORELLI-SCHÜTZ Form und Farbe als wesentliche Faktoren des Erkennens der eigenen Brut postulieren. Tatsächlich spielt das Erkennen der Cocons eine wesentliche Rolle in der Brutbiologie der Lycosiden. Dies beweisen die zahlreichen Fehlleistungen von Lycosidenweibchen die in der Natur beobachtet werden können. So berichtet BRISTOWE 1958 von Lycosidenweibchen die Schneckenschalen, anstelle der Cocons herumgetragen haben. Ich selbst habe beim Eröffnen von 83 Cocons am Stichtag 17.5.1963, in Cocongewebe eingesponnen, folgende Lycosidenbrut-fremde Inhalte gefunden:

- 2 Eier von Saltatorien
- 3 Nymphen von Dipteren
- 1 kleiner Kalkstein
- 4 Bruten enthielten Larven von Schlupfwespen

Dieser Sachverhalt spricht zwar für die Gewohnheit der Lycosiden, ihre Brutcocons gelegentlich zu deponieren und dann ev.

mit ähnlich aussehenden Körpern zu verwechseln — erklärt aber nicht die unterschiedlichen Befunde, wonach Lycosidenweibchen ihre *eigenen* Cocons unter mehreren anderen mit Sicherheit erkennen (VON ORELLI-SCHÜTZ), oder dann entgegengesetzt, sich ohne weiteres anstelle ihrer Cocons durch Kork oder Papierkugeln täuschen lassen (PECKHAM, RABAUD).

Der Grund der Divergenz dieser Ergebnisse liegt, wie mir scheint, einmal in der Uneinheitlichkeit der experimentellen Disposition. Daneben habe ich aber auch den Eindruck, bei einigen Autoren herrsche nicht genügend Klarheit über die „Normal-Brutpflege“, was doch Voraussetzung für das Experiment wäre. Jedenfalls vermisste ich bei allen mir zugänglichen Arbeiten gründliche Angaben über den zeitlichen Verlauf der Normalbrutpflege mit entsprechenden Parallelbeobachtungen. Ich verzichte daher auf die Diskussion der oben angedeuteten Versuchsergebnisse. Dagegen will ich mich bemühen, für einige wenige Lycosiden genaue Angaben über Kopulation, Eireife, Eiablage und die verschiedenen Phasen der Brutpflege in ihrem zeitlichen Ablauf zusammenzustellen. Eigene Experimente habe ich in diesem Zusammenhang nur soweit getrieben, als dies für das Verständnis der (im Freien) beobachteten Unregelmässigkeiten notwendig erschien. Doch sieht es aus, als ob die unten angeführten Versuche ein wesentliches, bis anhin kaum bekanntes Ergebnis zeitigen: Offenbar liegt bei den cocontragenden Lycosiden eine qualitative Variabilität der Brutstimmung vor. Und gerade dies mag die Diskrepanzen der Versuchsergebnisse obiger Autoren erklären, speziell in Fällen, wo das Versuchsmaterial zu sehr vereinfachend als cocontragende Lycosidenweibchen definiert wurde.

Die Brutpflege der Lycosiden ist durch 3 Phasen gekennzeichnet. Die erste besteht aus der Eiablage und dem Spinnen des Cocons. Die zweite im Herumtragen des an die Spinnwarzen des Muttertieres gehefteten Gelegecocons; und in der anschliessend dritten Phase begleiten die aus dem Cocon hervorgekrochenen Jungtiere das Muttertier auf dessen Raubzügen, während einigen Tagen auf dessen *Opistosoma* sitzend.

Die Herstellung des Cocons und die Eiablage, sowie auch das Aufnehmen des Cocons und das Anheften ist von HENKING genau beschrieben worden. Sowohl in meinen Laborzuchten, als auch im

Freiland, hatte ich mehrfach Gelegenheit diese Vorgänge zu beobachten. Ich kann die Angaben Henkings genau bestätigen. Hingegen scheint es ihm entgangen zu sein, dass unmittelbar nach der Eiablage eine soziale Umstimmung der Lycosidenweibchen eintritt. Bei *Lycosa saccata* habe ich verfolgt, wie die Weibchen gleich nach der Eiablage das Bestreben haben, sich mit anderen cocontragenden Weibchen zu einem sozialen Verband zusammenzuschließen, was ja in den andern Lebensabschnitten nicht der Fall ist ¹.

Für die Periode des Cocontragens, die sich wie aus der untenstehenden Tabelle bei *Lycosa saccata* auf durchschnittlich 10 Tage erstreckt, habe ich die Intensität des Brutinstinktes in einem einfachen Experiment zu erfassen versucht. Ausgangspunkt waren 2×10 Lycosidenweibchen, die in den gleichen 24 Stunden (4.—5.6.1963, bzw. 10.—11.6.1963) Eier abgelegt hatten. Cocons und Trägerinnen wurden mit einem farbigen Nitrolackpunkt gekennzeichnet. Vor jedem Prüfungstermin wurden je 10 Lycosidenweibchen die Cocons im Hitzestupor (20—43° C innert 30 Min.)

Versuchsergebnisse			
	Intervall nach der Eiablage	a) Von 10 Cocons nach 6 Min. auf- genommen	b) Von den aufge- nommenen Cocons dem entspre- chenden Weibchen zugehörend
<i>Serie I:</i>	2 Tage	4	4
<i>Eiablage 4.6.1963</i>	4 "	5	4
	6 "	5	4
	8 "	7	3
	10 "	9	2
<i>Serie II:</i>	1 Tag	4	4
<i>Eiablage 5.6.1963</i>	3 Tage	4	4
	5 "	7	5
	7 "	6	3
	9 "	10	3

¹ Soziales Verhalten brutpflegender Spinnen-Muttertiere in ausgeprägter Form wurde von E. SIMON 1891, bereits für *Uloborus republicans* beschrieben.

abgenommen und nach 10 Minuten, d.h. nach dem Erwachen der Tiere, wieder dargeboten. Kontrolliert wurde hierauf die Coconaufnahme:

- a) quantitativ d.h. in der Zeit
- b) qualitativ d.h. nach Zugehörigkeit

Die obigen Ergebnisse dürften schlüssig genug sein, zwei sichere, bis anhin wenig beachtete Momente der Lycosidenbrutbiologie zu erhellen. *Erstens*: die Intensität des Brutinstinktes ist im Laufe der Cocontragzeit veränderlich. Dies äussert sich darin, dass mit zunehmender Cocontragzeit vermisste Cocons intensiver gesucht und rascher aufgenommen werden, als dies kurz nach der Eiablage und Coconanfertigung der Fall ist. *Zweitens*: das Vermögen, den eigenen Cocon zu erkennen und von anderen zu unterscheiden, wird mit zunehmender Brutdauer überlappt von dem Verlangen ein Cocon zu besitzen oder einen verlorenen Cocon wiederzuerlangen. Diese Versuche mögen dazu beitragen, die unterschiedlichen experimentellen Ergebnisse verschiedener Autoren zu verstehen, wonach Lycosidenweibchen im einen Fall als sehr wählerisch, in anderen Fällen, in bezug auf sein Brutgut, als leicht täuschbar bezeichnet wurden.

In der dritten Phase der Brutbiologie ist das Geschehen beherrscht durch das Verhalten der Jungtiere. Sowohl beim Öffnen des Cocongospinnes als auch beim Besteigen des Opistosomas der Jungtiere bleibt das Müttertier passiv. Das Muttertier kennt zwar ohne weiteres Jungspinnen der eigenen Art von anderen Arthropoden gleicher Grösse. Ich konnte experimentell mehrfach verfolgen, wie Lycosidenweibchen der dritten Brutphase, die im Hitzestupor ihrer Brut entledigt worden waren, unter eine Schar Junglycosiden „gemischte“ Collembolen und kleine Dipteren sofort heraussuchten und mit den Cheliceren packten, währenddem sie eigenen und fremden Lycosiden-Jungtieren die Besteigung des Opistosomas gestatteten. Die Frage, ob Lycosidenweibchen, die nicht in Brutstimmung sind, sondern z.B. in der Periode der Eireife, das Besteigen fremder Jungtiere gestatten, wurde experimentell in dem Sinne beantwortet, dass nach kurzer Zeit der Eingewöhnung (1—2 Std.), auch stellvertretende Weibchen den Jungtieren das Besteigen ihres Opistosomas gestatten. Ich habe in meinen Versuchen jedoch öfters beobachtet wie anfangs von den stellvertretenden „Müttern“ einige (2—3) Jungtiere gepackt und gefressen

wurden. Andererseits tragen männliche Lycosiden niemals Jungtiere auf dem Opistosoma, sondern fressen eine ihnen experimentell zuge dachte Schar in kurzer Zeit auf.

Thomisidae

Coconbau und Eiablage der Thomisiden sind nur spärlich beschrieben (NIELSEN 1931). Über die Brutpflege ist sozusagen nichts bekannt. Es sei daher an dieser Stelle kurz darauf eingegangen.

Wie aus Tab. 3 ersichtlich ist, erfolgt die Eiablage von *Xysticus kochii* 20—25 Tage nach der Kopulation. In Einzelfällen habe ich allerdings auch beobachtet, dass im Herbst begattete Adult-Tiere überwinterten und erst im darauffolgenden Frühjahr die Eiablage vollzogen.

Die Eiablage selbst wird eingeleitet durch das Spinnen eines dichten einschichtigen Coconbodens. Dieses tellerförmige Gespinnst wird an einer geschützten Stelle an Kraut oder Moos in Bodennähe mit starken Fäden fixiert. Hierauf folgt die Ablage von 25—50 hellgelben Eiern. Diese sind nur mit wenig klebenden Uterussekreten umgeben, sodass sie bei Erschütterungen im Cocon leicht umherrollen. Nach der Eiablage, die etwa zwei Stunden in Anspruch nimmt, wird der Deckel des Cocons gesponnen, indem die Spinne von Peripherie zu Peripherie des „Tellerrandes“ schreitet oder, bei optimaler Tätigkeit der Spinndrüsen, auch nur das Opistosoma hin- und herüber schwingt. Zum Schluss wird die Nahtstelle zwischen Deckel und Boden des Cocons umspinnen. Nach Beendigung von Eiablage und Coconbau setzt sich das Thomisidenweibchen auf die Deckel-Seite des Cocons. Es wird diesen Platz nur für kurze Momente der Nahrungssuche verlassen, sonst aber ihr Cocon bewachen bis die Jungen hervorkriechen.

In bezug auf den Zeitpunkt der Eiablage war bei allen Tieren die schon im März und anfangs April abgelegt hatten auffällig, dass die Nächte nach relativ warmen Tagen zur Eiablage benutzt wurden. Dies ist vor allem im Vergleich zu Argiopiden und Ageleniden festzuhalten, da diese in der Regel nach kühlen, nebelreichen Herbstnächten ablegen.

Die im Freien und in meinen Laborkulturen beobachteten Weibchen von *Xysticus cristatus* und *Xysticus kochii* bewachten

in allen Fällen ihre Gelege von der Eiablage an bis zum Hervorkriechen der Jungtiere nach der dritten Häutung. Versucht man die Muttertiere gewaltsam von ihrem Standort zu vertreiben, so lassen sie dies nur in harter Bedrängnis, unter angespannten Drohbewegungen zu. Versuche haben ergeben, dass Thomisidenweibchen, von ihren Cocons vertrieben, diese sofort wieder aufsuchen. Dieses Suchen erreicht nach Intensität und Ausdauer einen Höhepunkt etwa beim Schlüpfmoment der Jungtiere, also etwa nach zwei Dritteln der gesamten Brutzeit. In diesem Stadium kann sich das Suchen über Stunden ev. über Tage erstrecken. Während zwei Tagen von ihrem Gelege isolierte *Xysticus*-weibchen nahmen nach Auffindung ihres Geleges die Bewachung unverzüglich wieder auf. Werden Thomisidenweibchen von ihrem eigenen Cocon getrennt und in die Nähe eines fremden Cocons gebracht, so ist die Besitznahme der fremden Brut von zwei Faktoren abhängig. Erstens von der Zeitdauer der vorgängigen Bewachungszeit, zweitens von der Zeitdauer des Unterbruches der Bewachungshandlung. Je mehr sich die vorgängige Bewachungszeit dem Schlüpfmoment der Jungtiere nähert und je kürzer der Unterbruch der Bewachungshandlung war, desto ungestümer nimmt die „Pflegemutter“ Besitz des fremden Geleges. Im Gegensatz dazu nähern sich um ihre Gelege betrogenen Weibchen, deren Status letztgenannten Voraussetzungen nicht entspricht, nur sehr behutsam fremden Gelegen. Bietet man gleichzeitig zwei *Xysticus*-weibchen höchster Brut-Aktivität nur ein Gelege an, so wird dieses Cocon von einem Weibchen erobert und dessen Besitz auf Leben und Tod verteidigt. Experimentell zerstörte Gespinste der Cocons werden in jedem Stadium der Embryonen oder Jungtiere, von Müttern oder in gleicher Weise von „stellvertretenden“ Weibchen sofort repariert. In bezug auf den Inhalt der Cocons lassen sich die Brutpflegenden Weibchen nicht täuschen. Werden die Eier aus dem Cocon experimentell entfernt oder wird gar der Deckel eines Cocons abgerissen, so wird diese Brutstätte unverzüglich aufgegeben. Anderseits kann man beobachten, wie Weibchen, die nach den ersten Phasen der Eiablage, der Herstellung des Coconbodens, gestört werden und zu einem fremden fertigen Cocon gebracht werden, diesen bewachen bis zum Auskriechen der Jungtiere. Sie gehen dann ohne Verzug zur eigenen Eiablage über.

Die Jungtiere treten 4—5 Tage nach der 3. Häutung durch die Nahtstelle des Cocons, die sie mit den Cheliceren aufbeissen, aus. Sie beklettern das immer noch bewachende Muttertier. Das Weibchen lässt dies ohne weiteres zu, sofern sich die Jungtiere nicht auf den Beinen oder auf dem Prosoma niederlassen. Von den Körperregionen der Trichobothrien und Augen werden die Jungtiere durch Beinbewegungen der Mutter sanft vertrieben. Dieser Anklang des Mutter- Jungtiervershältnisses an das der Lycosiden, wurde meines Wissens bei Thomisiden noch nie beschrieben. Bisher wurde das Besteigen des Muttertieres durch die Jungen, in der Klasse der Araneiden, als typisches Lycosidenmerkmal betrachtet. Es erhebt sich daher die Frage, ob diesem Verhaltensmerkmal die Wertung einer stammesgeschichtlich verwandtschaftlichen Beziehung zwischen Lycosiden und Thomisiden zugedacht werden darf, oder ob es als parallele Evolution in zwei verschiedenen Gruppen aufgefasst werden muss.

Argiopidae, Agelenidae

Bei den netzbauenden Spinnen liegt der Hauptakzent der Sorge um die Nachkommen auf der Eiablage und dem damit verbundenen Aufbau des Gelege-Cocons. Eine eigentliche Pflege der Brut oder auch nur ein intensives, sich über mehrere Tage erstreckendes Bewachen derselben, tritt nicht auf. Hingegen erweist sich der bei diesen Familien hochspezialisierte Vorgang des Spinnens des Eicocons als eine, beim Fortpflanzungsgeschäft wichtige Handlung des Spinnenweibchens. Nicht umsonst hat J.H. FABRE das Spinnen des Gelegecocons bei *Argiope brünnichi* (*Argiopidae*), in einer vollendeten Beschreibung, mit dem Nestbau der Beutelmeise verglichen.

Wesentliches äusseres Merkmal der Argiopiden und Ageleniden-Cocons ist ihr Aufbau aus zwei oder mehr Gespinstkammern. Ohne Zweifel hängt dies mit der Anpassung an die klimatischen Verhältnisse der Jahreszeit zusammen. Währendem bei Dysderiden, Lycosiden und Thomisiden, die Brut sich in den Frühjahrs- und Sommermonaten bis zum Ausschwärmen durchentwickelt, überwintern junge Argiopiden oft, Ageleniden in der Regel, im Gelegecocon. Den Räumen zwischen den einzelnen Gespinstwänden dürfte denn auch die Funktion der Bildung temperaturdämpfender

TABELLE VI.
Brutpflege bei verschiedenen Spinnenfamilien.

	Dysderidae	Lycosidae	Thomisidae	Argiopidae	Agelenidae
Cocon — Tip	kein eigentl. Gelegecocon	einfaches Gelegecocon	einfaches Gelegecocon	mehrkammeriges Gelegecocon	mehrkammeriges Gelegecocon
embryonale Brutpflege	ausgeprägt vorhanden	ausgeprägt vorhanden	ausgeprägt vorhanden	partiell vorhanden	partiell vorhanden
postembryonale Brutpflege	ausgeprägt bis zum 3. Häutungsstad.	ausgeprägt bis zum 2. Häutungsstad.	ausgeprägt bis zum 2. Häutungsstad.	nicht ausgeprägt	nicht ausgeprägt
Plastizität des Brutinstinktes	minimal	mässig	gross	—	—

Luftkissen zukommen. Es ist auch auffällig, wie bei Argiopiden und Ageleniden Gespinstfäden verschiedener Art für den Aufbau der einzelnen Coconkammern verwendet werden (s. *Abb. 4/5*).

Zeitpunkt der Eiablage der genannten Netzspinnen-Familien ist der Spätsommer und Herbst. Oft habe ich, speziell bei Argiopiden Nebel oder Kälte-Einbruch als stimulierende Faktoren der Eiablage festgestellt. Nach dem vollendeten Coconbau hält sich das Weibchen oft wenige Stunden, selten Tage, in der Nähe des an einer geschützten Stelle fixierten Cocons auf. Eine Bewachung oder gar Verteidigung der embryonalen Brut kann höchstens ganz kurze Zeit festgestellt werden; und nach dem Schlüpfakt der Jungtiere sind deren Mütter oft gar nicht mehr am Leben.

ZUR BIOLOGIE DER JUNGSPINNEN

Die postembryonale Entwicklung der Araneiden hat, wie die anderer Arthropoden, in der vergangenen Zeit manche Untersuchungen erfahren. Am häufigsten sind morphologische Arbeiten veröffentlicht worden (MENGE 1866, DE GEER 1887, PURCELL 1895, WALLSTABE 1908, VON ORELLI-SCHÜTZ 1961). Weit geringeres Interesse wurde der Ethologie und der Physiologie der juvenilen Araneiden zugewandt. Verhaltensstudien und physiologische Arbeiten wurden nur vereinzelt unter ganz speziellen Aspekten unternommen (HOLM 1940, HOMANN 1930-34). Die postembryonale Entwicklung als Beitrag zu phylogenetischen Betrachtungen heranzuziehen ist zwar von VACHON 1957 vorgeschlagen, bis heute aber noch nicht verwirklicht worden.

In den vorliegenden Untersuchungen soll bei Vertretern der genannten fünf Spinnenfamilien die frühe postembryonale Entwicklung vergleichend beobachtet werden. Gleichzeitig ist die Kenntnis der Morphogenese zu vertiefen und deren Wechselwirkung mit physiologischen Momenten zu prüfen. Dies im Zusammenhang mit dem Aufbau des Zentralnervensystems zu verfolgen dürfte, wie mir scheint, nicht unfruchtbar sein.

Voraussetzung für das Studium früher Entwicklungsphasen ist die klare Festlegung des Begriffes der Postembryonalentwicklung und vor allem die genaue Bestimmung des Startpunktes dieser Lebensphase bzw. des Abschlusses der Embryonalentwicklung.

Die Auffassung über die Bedeutung der frühen Entwicklungsstadien der Araneiden sind uneinheitlich. Es stehen sich in diesem Punkt hauptsächlich die Ansichten der Arachnologen HOLM und VACHON gegenüber. Andere Autoren (LEGENDRE, TRETZEL, KÜHNE und VON ORELLI-SCHÜTZ) schliessen sich mit geringerer oder grösserer Opposition der einen oder andern Ansicht an.

HOLM setzt, auf rein äussere Beobachtungen aufbauend, das Auskriechen der Jungspinne aus Eihülle und Cocon als Beginn der postembryonalen Entwicklung fest. Demgegenüber postuliert VACHON das Entwicklungsgeschehen der Araneiden in das der übrigen Arthropoden einbauend, die intrachorionale Eversion aus theoretischen Erwägungen heraus, als Endpunkt der Embryonalentwicklung (s. *Tab. 7*). Auf Grund meiner eigenen Untersuchungen sehe ich mich zum Entschluss gedrängt, zu diesen beiden Auffassungen noch eine dritte zur Diskussion zu stellen. Meine Ansicht über diesen Sachverhalt liegt in der Mitte zwischen den Standpunkten Holms und Vachons: der Zeitpunkt des Aufreissens der Eihüllen und das Erscheinen des gegliederten Jungtieres soll als Endpunkt der Embryonalentwicklung gelten. Dieser Zeitpunkt liegt in jedem Fall zeitlich später als die Eversion (nach VACHON) und fällt nur bei den primären Spinnen (Dysderiden) nicht aber bei den evoluierten Formen (Lycosiden, Thomisiden, Argiopiden, Ageleniden) mit dem Auskriechen (nach HOLM) zusammen. Holm hat ja im Zuge seiner Beobachtungen mit Recht festgehalten, dass bei Antritt der postembryonalen Entwicklung die Spinnen verschiedener Familien im Vergleich zueinander auffallend unterschiedlich entwickelt seien. Er spricht in diesem Zusammenhang vom Auskriechen der Jungtiere in incomplettem oder complettem Entwicklungszustand.

VACHON anderseits, da er den Startpunkt der postembryonalen Entwicklung in das geschlossene Ei hinein verlegt, kommt nicht darum herum, „seine“ ersten Stadien nur rudimentär durchgegliederter Organismen postembryonaler Entwicklung, als *pré-larves* und *larves des araignées* zu bezeichnen, was in gewissem Sinne im Widerspruch steht zur allgemeinen Auffassung, wonach die Spinnen in ihrer Entwicklung eine Epigenese (DAIBER) durchmachen. Fixiert man aber, nach meinem Vorschlag, den Startpunkt der postembryonalen Entwicklung auf den Zeitpunkt des Aufreissens der Eihüllen, so hat man Jungspinnen

TABELLE VII.

Die Festsetzung des Beginnes der postembryonalen Entwicklung bei verschiedenen Autoren.

	HOLM 1940	VACHON 1957	EIGENE INTERPRETATION
	Startpunkt der p.e.F. das <i>Auskriechen</i>	Startpunkt der p.e.F. die <i>Eversion</i>	Startpunkt der p.e.F. das <i>Aufreißen der Eihüllen</i>
<i>Einzelne Entwicklungsabschnitte als Folge der Tegumente dargestellt</i>	→	<i>intrachorionale Eversion</i> es folgen: 1. Prälarve 2. Larve	
EIHÜLLEN	→		<i>Aufreißen der Eihüllen</i> , es präsentieren sich morphogenetisch differente, typenspezifische Jungtiere
1. CUTICULA	→	<i>Auskriechen</i> als inkomplettes Stadium (A) (z.B. DYSDERIDAE)	
	→	<i>Auskriechen</i> als inkomplettes Stadium (B) (z.B. LYCOSIDAE)	
2. CUTICULA	→	<i>Auskriechen</i> als komplettes Stadium (C) (z.B. AGELENIDAE)	

vor sich, die morphologisch vergleichend betrachtet, von Familie zu Familie zwar unterschiedlich ausgeformt sein können. Nach physiologischen Gesichtspunkten beurteilt, erscheint aber diese morphogenetische Divergenz, speziell was die Sinnesorgane anbetrifft, typenspezifisch.

Dysdera crocata

Die postembryonale Entwicklung von *Dysdera crocata* lässt sich durch das relativ durchsichtige Wohngespinnst des Weibchens recht gut verfolgen. Nach einer Embryonalzeit von 17 Tagen schlüpfen die Jungtiere, indem sie die Eihaut über dem Prosoma sprengen und Opistosoma und Extremitäten aus den Eihüllen herausziehen. Dabei ist bemerkenswert, dass die Prozedur zwar von Verschiebungen der Haemolympe begleitet ist, aber keineswegs von diesen allein geleistet wird. Vor allem bei der Bewegung der Extremitäten ist die Mitwirkung der Muskulatur deutlich. Eine frisch geschlüpfte *Dysdera* bietet bereits den Aspekt eines gut durchgegliederten spezifischen Spinnenkörpers (Fig. 2a). Vor allen Dingen ist wenige Momente nach dem Schlüpfen das Opistosoma gestreckt, d.h. es steht in geradliniger Achse zum Prosoma. Der Dotter im Innern des Opistosomas ist beinahe transparent. Sehr auffällig ist die Ausbildung der Cheliceren, die bereits Klauen in natürlichen Proportionen tragen. Nach der 1. Häutung, die nach vier Tagen erfolgt, haben die Jungtiere bereits das Aussehen von Nymphen (Fig. 2b). Es erscheint das Tegument mit Haaren, Borsten, Haken und Klauen weitgehend ausdifferenziert. Auch die Spinnwarzen sind deutlich abgesetzt. Die Form des Opistosomas ist nun familientypisch walzenförmig.

Auch die Bewegungsfreiheit der Jungtiere ist fortgeschritten. Sie gehen frei in der mütterlichen Wohnröhre umher. Obwohl Cheliceren und Klauen voll beweglich sind, wurde niemals festgestellt, dass sich die Geschwister gegenseitig behelligen, oder dass unbefruchtete Eier von den Jungtieren aufgefressen werden. Die Sinnessensibilität scheint noch unvollkommen ausgebildet und vor allem an das Mikro-Milieu der Wohnröhre angepasst zu sein. Auffällig ist jedenfalls, wie die in der Wohnröhre sich frei und sicher bewegenden Jungtiere, aus dieser entfernt, unsicher, unbeholfen und nicht zielgerichtet benehmen.

14 Tage nach der ersten findet die 2. Häutung statt. Die Körperproportionen haben sich grundlegend verändert (*Fig. 2c*). Das Prosoma überwiegt das nunmehr vom Dotter fast entleerte Opistosoma bei weitem. Das Tegument des Prosomas und der Extremitäten trägt nun die charakteristische kupfergelbe Farbe. Die Tiere vermögen sich nunmehr auch ausserhalb der Wohnröhre frei und geschickt zu bewegen. Sie reagieren zielgerichtet auf Erschütterungen und Lichtreiz. In diesem Stadium werden die Jungtiere anfangs durch die Mutter gefüttert (s. Brutpflege). Nach 5—10 Tagen verlassen sie dann die weite Wohnröhre des Muttertieres, um sich ganz in der Nähe je eine eigene kleine Röhre zu spinnen.

Lycosa saccata

Der volle Schlüpfakt der Lycosiden zerfällt in zwei Phasen. In der ersten werden die Eihäute aufgesprengt, und in einem zweiten Schritt, nach dem Verlauf weniger Stunden, wird die erste Exuvie abgestreift.

Vor dem Platzen des Chorions bemerkt man intensive Pumpbewegungen im Opistosoma. Das der Eihäute entledigte, frischgeschlüpfte Jungtier hat völlig fötalen Charakter (*Fig. 3a*). Die Extremitäten sind ans Prosoma gedrückt und miteinander verklebt (meist bleiben die Eihäute an den Spinnwarzen hängen). Das Opistosoma, in abgewinkelter Stellung zum Vorderkörper, zeigt durch die strukturlose Cuticula im Innern intensive Bewegungen der dichtgelben Dottermasse. 4—6 Stunden nach Beginn des Schlüpfaktes findet die 1. Häutung statt. Sie wird eingeleitet durch das Aufreissen des Tegumentes auf der Dorsalseite des Prosomas. Hierauf werden Cheliceren und Extremitäten aus der alten Haut gepresst und diese anschliessend über das Opistosoma gestreift. Auch bei diesem Vorgang wird der Ablauf der Extremitätenbewegung durch die Hydraulik der Haemolympe geleistet.

Nach der 1. Häutung hat das Jungtier in bezug auf Aussehen, Beweglichkeit und Reizbarkeit immer noch absolut fötalen Charakter. Die Körperoberfläche lässt ausser feinen Spicula an den Endgliedern der Extremitäten, keine Strukturierung erkennen. Jegliche Pigmentierung fehlt. Cheliceren und Gliedmassen erscheinen als abgegrenzte, noch undifferenzierte Ausstülpungen (*Fig. 3b*). Berührungsreize werden nicht beantwortet.

Einige Tage nach erfolgter 1. Häutung tritt eine Beweglichkeit der Extremitäten auf, die an die Massenreflexe foetaler Wirbeltiere erinnert. Die jungen Lycosiden nehmen dabei eine charakteristische Stellung ein, indem sie auf dem Tergit ruhend, mit den Beinen in der Luft rudern. Sie sind also in diesem Stadium absolut ausserstande zu gehen (vergl. Dysderiden des 2. Stadiums). Allmählich werden als erste Organe die Augen ausdifferenziert und mit Pigment besetzt. Dabei ist die auffällige Tatsache zu vermerken, dass die Linsenbildung und Pigmentierung der 6 convertierten Nebenaugen früher erfolgt als diejenige der 2 invertierten Hauptaugen. Später wird unter der 1. Cuticula die Ausbildung eines reichen Pigmentmusters, dann auch die Bildung der Behaarung der Gliedmassen sichtbar. An dieser Stelle ist ein ernährungsphysiologisch interessantes, meines Wissens noch nicht untersuchtes Faktum festzuhalten. Es ist dies die Tatsache, dass der Dotter unbefruchteter Lycosiden-Eier von Jungtieren des 2. Häutungsstadiums aufgefressen wird. Entsprechend der bekannten Abnahme an befruchteten Eiern im Laufe der Tragzeit eines Weibchens, fallen bei jeder folgenden Eiablage mehr unbefruchtete Eier an. In drei Fällen wurden bei *Lycosa saccata* die Verhältnisse genau untersucht. Dabei ergab sich folgendes Bild:

<i>Lycosa No. 1:</i>			abge- legte Eier	unbe- fruchtete Eier	auf- gefressene Eier
1. Eiablage	17.5.63		43	2	0
2. „	21.6.63		39	7	6
3. „	3.7.63		33	18	16

<i>Lycosa No. 2:</i>					
1. Eiablage	28.5.63		47	0	0
2. „	1.7.63		41	11	9

<i>Lycosa No. 3:</i>					
1. Eiablage	29.5.63		51	0	0
2. „	3.7.63		40	9	7
3. „	8.8.63		37	15	15

Es liegt auf der Hand, dass die vermehrte Dotteraufnahme erstens mit dem Näherrücken des Spätsommers und zweitens mit der fortschreitenden Abnahme an Kleinarthropoden-Bodenfauna zusammenfällt.

Da eine Parallelerscheinung dieser auf den Herbst hin zunehmenden Adelphophagie bei den ebenfalls vagabundären Thomisiden *X. kochii* und *X. cristatus* beobachtet wurde, darf wohl zur Diskussion gestellt werden, ob unter Umständen mit dieser Einrichtung einigen Jungtieren ein besserer Start zur Überwinterung gewährleistet sei. Entsprechende ökologische Daten wären zu erbringen.

Zur Frage der intrachorionalen 1. Häutung ergeben sich bei der genauen Prüfung folgende Aspekte: werden vor dem Schlüpfakt die Eier experimentell aus dem Cocon entfernt, so beobachtet man wie oben beschrieben, das Abstreifen der Eihäute und die 1. Häutung als isoliertes Geschehen. Im Innern des Cocons dagegen, verhält sich die Entwicklungsdynamik etwas anders. Wie mehrere Eröffnungen von Lycosiden-Cocons zeigten, fällt die 1. Häutung der Jungtiere mit dem Ausschlüpfen faktisch zusammen. Zwar lässt sich auch hier der Schlüpfakt in zwei Phasen trennen, indem zuerst dorsal die Eihäute aufreißen. In diesem Zustand verharrt aber der „Foetus“ unbeweglich mehrere Stunden bis zum Zeitpunkt der 1. Häutung (Raumfrage?). Unter aktiver Haemolymph-Bewegung des Jungtiers werden dann gleichzeitig Eihüllen und 1. Exuvie abgestreift.

Das Besteigen des Muttertiers durch die Jungtiere wurde experimentell unter drei verschiedenen Voraussetzungen untersucht.

1. Jungtiere des 3. Häutungsstadiums aus von ♀ normal ausgetragenen Cocons.
2. Jungtiere des 3. Häutungsstadiums aus isolierten, verschiedenen ♀ abgenommenen, geschlossenen Cocons.
3. Jungtiere des 3. Häutungsstadiums aus isolierten, experimentell vorzeitig eröffneten Cocons.

Das Ergebnis war einheitlich. Alle Jungtiere der Varianten 1—3 bestiegen nach erreichtem 3. Häutungsstadium die „dargebotene“ Lycosidenmutter (s. unten).

Um über die Plastizität des Instinktes der Handlung des Besteigens des Muttertieres mehr zu erfahren, wurden nach Var. 3 gehaltene Jungtiere von *L. saccata* folgenden „fremden“ Spinnen zum Besteigen dargeboten:

- a) *Lycosa saccata* juvenil
- b) *Lycosa saccata* ♂
- c) *Lycosa terricola* ♀ reif
- d) *Lycosa terricola* ♂
- e) *Xysticus kochii* ♀
- f) *Aranea cornuta* ♀
- g) *Agelena labyrinthica* ♀
- h) *Dysdera crocata* ♀

Überraschenderweise versuchten die jungen Lycosiden alle offerierten Ersatzmütter zu besteigen. Aber einzig die Weibchen der verwandten Art *Lycosa terricola* liessen dies teilweise zu, während in allen andern Fällen die Jungtiere entweder aufgefressen oder abgestreift und nicht weiter beachtet wurden.

Der Vollständigkeit halber sei auch noch folgendes Versuchsergebnis mitgeteilt: jungtiere nach Var. 3 gehalten, die nie Gelegenheit hatten ein Lycosidenweibchen zu besteigen, entwickelten sich bei geeigneten klimatischen Bedingungen ebenfalls absolut normal und begannen 3—4 Tage nach der 3. Häutung Wasser zu trinken und ausgesetzte Drosophilafliegen zu verzehren.

Wie oben beschrieben, vollzieht sich die Entwicklung bis zum 2. Häutungsstadium im Gelegecocon, welches das Lycosidenweibchen an seinen Spinnwarzen angeheftet, mit sich herumträgt. Auch die 2. Häutung findet noch im Coconinnern statt (*Fig. 3c*). Allerdings verlassen die Jungtiere unmittelbar nach der Häutung das Cocon. Sie beißen dieses mit den Cheliceren an der Verbindungsstelle zwischen Deckel und Boden durch und begeben sich unmittelbar darauf auf das in völliger Bewegungslosigkeit harrende Muttertier. Optische Reize werden von den Jungtieren erstmals in diesem Stadium beantwortet! Mit angezogenen Beinen, dicht auf dem mütterlichen Opistosoma gedrängt, verbleiben die Jungen $1\frac{1}{2}$ —2 Tage in diesem engen Kontakt mit dem Muttertier. Während dieser Zeit nimmt das Weibchen recht häufig Nahrung auf, währenddem die Brut die letzten Dotterreserven aufbraucht. Spätestens nach 2 Tagen ist das Tegument des Nachwuchses erhärtet und artspezifisch durchpigmentiert. Die jungen Spinnen verlassen nun die mütterliche Geborgenheit, um nach Kräften kleine Arthropoden jagend, ihre solitäre Lebensphase anzutreten.

Xysticus cristatus

Bei diesem Vertreter der Krabbenspinnen lässt sich sehr eindrücklich der Vorgang verfolgen, den VACHON als *mue intra-chorionale* bezeichnet hat. Nach Abschluss der Embryonalentwicklung werden durch den Druck der Haemolymph gleichzeitig die Eihäute und die 1. Cuticula über dem Prosoma aufgesprengt. In diesem Zustand bleibt nun der Foetus teilweise von den nunmehr lockeren Tegumenten bedeckt 3 Tage unbeweglich liegen (*Fig. 4a*).

Im Inneren des Foetus können sehr deutlich Pumpbewegungen des Herzens und die damit verbundenen Verfrachtungen der Dotterschollen verfolgt werden. Die 2. Häutung erfolgt 3—4 Tage nach dem Aufreissen der Eihäute und ist ebenfalls beherrscht von der Hydraulik der Haemolymph. Nun werden die Eihüllen und die Cuticula 1 und 2 völlig abgestreift. Der Körper der Jungspinne liegt frei im Cocon. Das bis anhin abgewinkelte Opistosoma steht in geradliniger Achse zum Prosoma. Die pigmentlose Körperdecke ist mit Spicula bedeckt. Die Tarsalglieder der Extremitäten tragen Klauen (*Fig. 4c*). Massive Berührungsreize werden durch Massenreflexe beantwortet. Die Tiere sind nicht im Stande zu gehen und reagieren auf keinerlei Sinnesreize. Das Verweilen im Cocon, die geringe Beweglichkeit, der Mangel an spezifischer Reizbeantwortung weisen darauf hin, dass auch dieses Stadium physiologisch noch als foetal zu taxieren ist.

Nach der 3. Häutung, ca. 10 Tage später, zeigen die Jungtiere einen völlig veränderten Habitus. Die Körperproportionen haben sich gegenüber dem foetalen Tier wesentlich verändert. Neben der Verdoppelung der Beinlänge ist auch das Prosoma mächtig gewachsen und übertrifft nun das Opistosoma beträchtlich an Grösse. Sehr augenfällig ist die symmetrische Anordnung pigmentierter, auf den ganzen Körper verteilter, beweglicher Borsten. Die Gelenke der Extremitäten, nun von Muskeln bedient, erweisen sich als voll funktionsfähig. An den Tarsen sind strukturierte Endkrallen vorhanden. Das grosse lyriforme Organ am Metatarsus-Tarsusgelenk ist voll ausgebildet. Auch der tarsale Chemoreceptor ist äusserlich ausdifferenziert. In bezug auf die Trichobothrien ist eine bis anhin nicht beschriebene Beobachtung festzuhalten. Sowohl das Trichobothrium des Tarsus sowie das proximale des Metatarsus weist einen doppelten Becher auf. Nach meiner

Deutung bahnt sich hier bereits die seriale Anordnung weiterer Sinneshaare an. Die Augen sind äusserlich betrachtet voll ausdifferenziert. Unter den transparenten Linsen lässt sich das pigmentierte Tapetum erkennen.

Optische Reize werden sinnvoll beantwortet.

Aranea cornuta

Ähnlich wie bei den Lycosiden setzt sich auch bei den Argiopiden der Schlüpfakt aus den beiden Phasen des Aufreissens der Eihäute und der anschliessenden ersten Häutung zusammen. Das Aufreissen der Eihäute über dem Sternum ist auch hier auf eine lokale Steigerung des Innendruckes im Bereiche des Prosomas zurückzuführen. Der eigentliche Schlüpfakt ist damit beendet, dass ein mehr oder weniger grosser Riss der Eihäute die dorsale Vorderpartie des deutlich durchgegliederten Jungtier-Foetus erkennen lässt (*Fig. 5a*). Ungefähr 1—2 Stunden danach setzt die erste Häutung ein. Auch dieser Vorgang ist weitgehend beherrscht durch Veränderungen des Flüssigkeitsdruckes im Tierkörper. Dabei funktionieren die Gelenke der Extremitäten schon vollwertig zum Stau und Durchfluss der Hämolymphe und gewährleisten so eine optimale Ausnützung der hydraulischen Kräfte.

Im Unterschied zur ersten Cuticula, die völlig ungegliedert die einzelnen Körperteile und Extremitäten sackartig umschliesst, weist die zweite Haut eine Struktur auf. Sie ist zwar wie die erste unpigmentiert, durchsichtig, trägt aber am Rumpf und an den Extremitäten feine Spicula. Das Opistosoma verläuft nunmehr geradlinig gestreckt zum Prosoma.

Die Spinnwarzen sind noch nicht sichtbar, hingegen erscheint transitorisch eine äussere Segmentierung des Opistosomas (*Fig. 5b*). Die Beweglichkeit der Tiere dieses Stadiums ist anfänglich minim. Sie vermögen noch nicht zu gehen; hingegen ist ein Klammerreflex ausgeprägt, der ihnen gestattet sich an den feinen Spinnfäden des Cocons festzuhalten. Licht und Vibrationsreize werden nicht beantwortet. Hingegen reagieren die Jungtiere auf starken Berührungsreiz durch Massenreflexe.

Am dritten Tag nach der ersten Häutung werden unter der 2. Cuticula pigmentierte Haare sichtbar. Die Aktivität der Foeten erscheint gesteigert bis dann am 4. Tag nach der 1. Häutung die

Abstossung der zweiten Exuvie erfolgt. Dies geschieht nunmehr durch deutliche Muskelkontraktionen im Prosoma. Das gehäutete Tier hat nun in Haltung, Proportionierung und Musterung bereits das Aussehen einer Nymphe. Trichobothrien, Tasthaare und Tarsalorgan sind ausdifferenziert. Die Cheliceren sind frei beweglich und mit Klauen ausgerüstet (*Fig. 5c*). 3—4 Tage nach der 2. Häutung verlassen die Jungtiere das Cocon. Sie halten sich nunmehr im offenen Schwarm im Abstand von ca. 2 cm voneinander, an teilweise selbstgesponnenen Fäden, auf. An die Sinnesorgane adressierte Reize werden spezifisch beantwortet. So bewirkt massive Erschütterung oder plötzlich starke Belichtung das unmittelbare Sich-fallenlassen, das ja auch später als eine der typischen Fluchtreaktionen gilt. Vibrationen im Netz durch eine Stimmgabel werden mit unverkennbaren Suchaktionen beantwortet. Nach ca. 24 Tagen erfolgt die 3. Häutung. Die Dotterreserve ist nunmehr erschöpft, die Tiere beginnen sich gegenseitig zu beißen. Es bedarf nun nur eines relativ geringen klimatischen Anstosses, in Form einer Luftdruck-, Temperatur- oder Feuchtigkeitsschwankung, um die Jungspinnen in Massen zu dem von J.H. FABRE prägnant beschriebenen Exodus zu veranlassen.

Agelena labyrinthica

Die frühe Postembryonalentwicklung der Ageleniden lässt in ihrem Häutungsrythmus deutliche Anklänge an diejenige der Thomisiden erkennen. Auch bei diesen Jungtieren finden zwei intrachorionale Häutungen, durch Intervalle weniger Tage getrennt, statt, ehe das Jungtier seine Eihäute abwirft (*Fig. 6a*). Das anschliessende dritte Stadium muss als foetal bezeichnet werden. Darauf hin deutet schon das Verbleiben der Jungtiere im inneren Gespinstraum des doppelkammerigen Gelegecocons. Auch in Hinsicht auf den Ausbildungsstand der Sinnesorgane trifft diese oekologische Charakterisierung zu. Keines der Fernsinnesorgane ist ausdifferenziert, Reaktionen auf spezifische, gesetzte Reize, werden nicht beantwortet. Das Tegument ist allerdings pigmentiert und lässt in der Anordnung der Farbkörner ein Muster erkennen. An den Tarsenenden sind mit einem Kamm versehene ein- und ausklappbare Krallen vorhanden, die ein reflektorisches Festhalten des Tieres an den Gespinstfäden gestatten. Ist anfangs die Beweg-

lichkeit von den Druckschwankungen der Haemolymph dominiert, so tritt im Laufe der Entwicklung dieses Stadiums mehr und mehr die Muskelbewegung hinzu. Die Fähigkeit zu gehen wird aber bis zum Ende dieses Stadiums nicht erreicht. 6—7 Tage nach der zweiten Häutung erfolgt die dritte. Das Tegument erscheint nun voll ausdifferenziert. Sinneshaare an Körper und Extremitäten, sowie die lyriformen Organe und die Chemoreceptoren, sind vorhanden. In diesem Stadium erreichen die Jungtiere auch die volle Beweglichkeit. Eine zwar noch begrenzte aber doch sinnvolle Beantwortung gesetzter Reize ist gewährleistet. So reagieren die Jungtiere auf optische Bewegungsreize und Erschütterungen mit Fluchtreaktionen. Die Instinktkreise des Angriffes und des Gespinstbaues sind noch nicht entwickelt. Auf mütterlichen und wirren selbst gesponnenen Fäden gehen die jungen Spinnen frei umher. Sie verlassen den gregären Verband nie, obwohl sie den direkten Berührungskontakt untereinander strikte meiden. Der Inhalt des Opistosomas besteht auch in diesem Stadium noch vorwiegend aus einer beträchtlichen Dotter-Reserve. Diese erlaubt den Tieren das Verweilen im mütterlichen Cocon über Monate (Winter).

Nach der 4. Häutung im Frühjahr ist die Dotter-Reserve erschöpft. Die Tiere beginnen sich gegenseitig zu beißen. Sie verlassen das mütterliche Cocongespinst, um sich einzeln unweit der Brutstätte mit einem selbstgesponnenen Trichter und einer Wohnröhre eigene Nahrung und Wohnung zu bestellen.

Die ökologischen Phasen der postembryonalen Frühentwicklung
verschiedener Spinnen

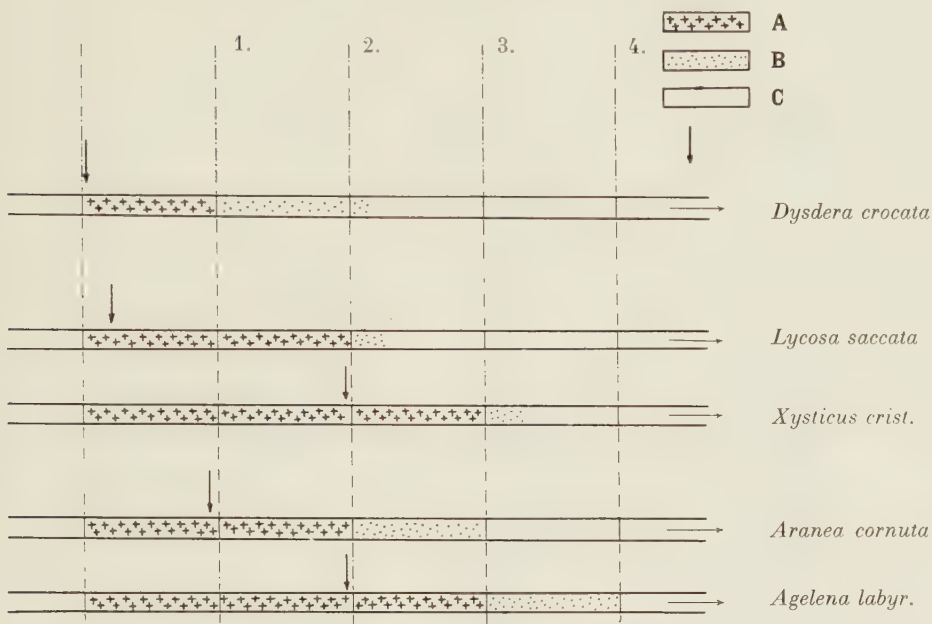


Fig. 1.

A Foetale Phase

Die Jungtiere halten sich im Innern des mütterlichen Biochorions auf. Sie sind auf äussere Sinnesreize unempfindlich. Die Beweglichkeit ist auf Massenreflexe beschränkt. Ernährung durch Dotter.

B Gregäre Phase

Die Jungtiere leben im Schwarm, teilweise ausserhalb des engen Coconverbandes. Spezifische Sinnesreize werden sinnvoll beantwortet. Die Bewegungen sind koordiniert. Ernährung durch Dotter.

C Solitäre Phase

Die Jungtiere haben den gregären Verband verlassen. Sie verhalten sich Artgenossen gegenüber feindlich. Reizbarkeit und Beweglichkeit sind voll ausgebildet. Ernährung durch erlegte Beutetiere.

↓ Abstreifen der Eihäute

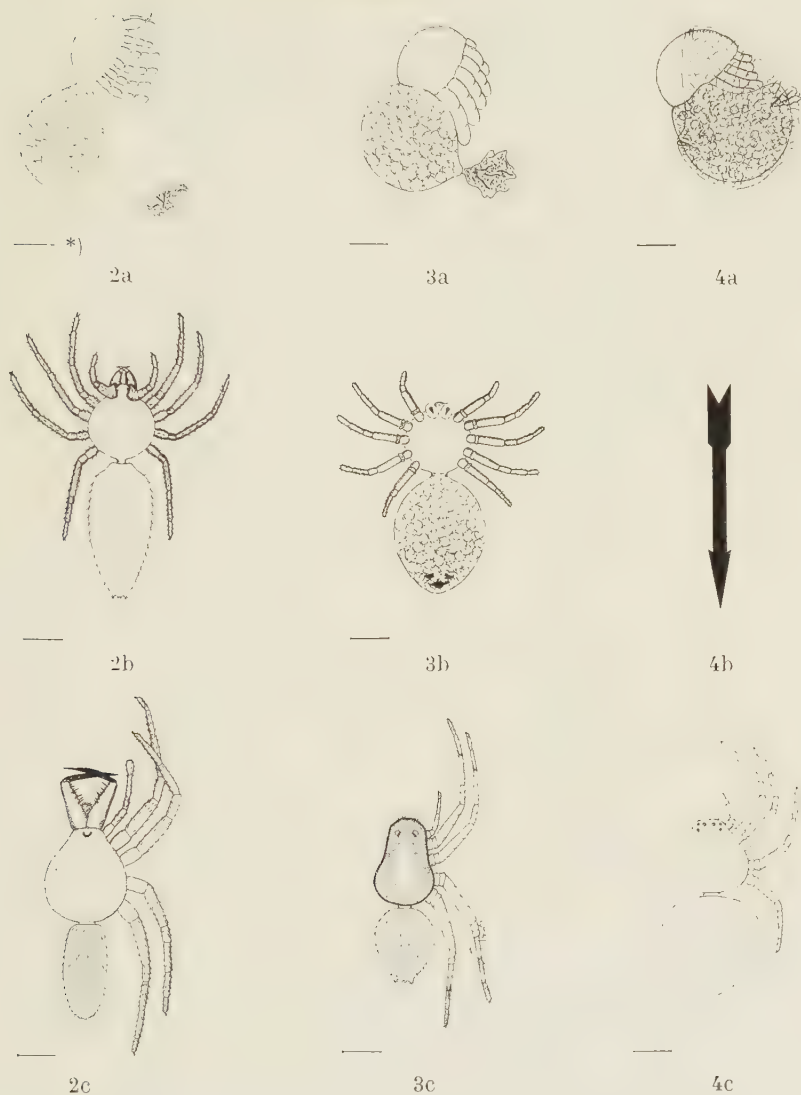
↓ Häutungsstadien 1—4

Mittlere Zeitabschnitte postembryonaler Fruhentwicklung 20° C ± 2° C

DYSDERIDAE		<i>D. crocata</i>	<i>D. erythrina</i>	
Aufreissen der Eihäute		0	0	
Ausschlüpfen				
1. Häutung		4 Tg	4 Tg	
2. Häutung		14 Tg	14 Tg	
3. Häutung		30 Tg	30 Tg	
LYCOSIDAE		<i>L. saccata</i>	<i>L. ruricola</i>	<i>L. terricola</i>
Aufreissen der Eihäute		0	0	0
1. Häutung		4 Std.	2—4 Std.	4—6 Std.
Ausschlüpfen		↓	↓	↓
2. Häutung		10 Tg	8 Tg	12 Tg
3. Häutung		16 Tg	20 Tg	16 Tg
THOMISIDAE		<i>X. cristatus</i>	<i>X. kochii</i>	
Aufreissen der Eihäute		0	0	
1. Häutung		↓	↓	
2. Häutung		3 Tg	3 Tg	
Ausschlüpfen		↓	↓	
3. Häutung		11 Tg	10 Tg	
ARGIOPIDAE		<i>A. cornuta</i>	<i>A. marmora</i>	<i>A. quadrata</i>
Aufreissen der Eihäute		0	0	0
1. Häutung		1 Std.	2 Std.	1 Std.
Ausschlüpfen		↓	↓	↓
2. Häutung		4 Tg	4 Tg	4 Tg
3. Häutung		ca. 24 Tg	ca. 24 Tg	ca. 26 Tg
AGELENIDAE		<i>A. labyrinthica</i>	<i>Coelotes atr.</i>	<i>Tegenaria atr.</i>
Aufreissen der Eihäute		0	0	0
1. Häutung		2 Tg	4 Tg	2 Tg
2. Häutung		2 Tg	6 Tg	3 Tg
Ausschlüpfen		↓	↓	↓
3. Häutung		6 Tg	6 Tg	7 Tg

Die Folge der Tegumente verschiedener Spinnen im Laufe ihrer frühen p.e. Entwicklung

Fig. 2—6



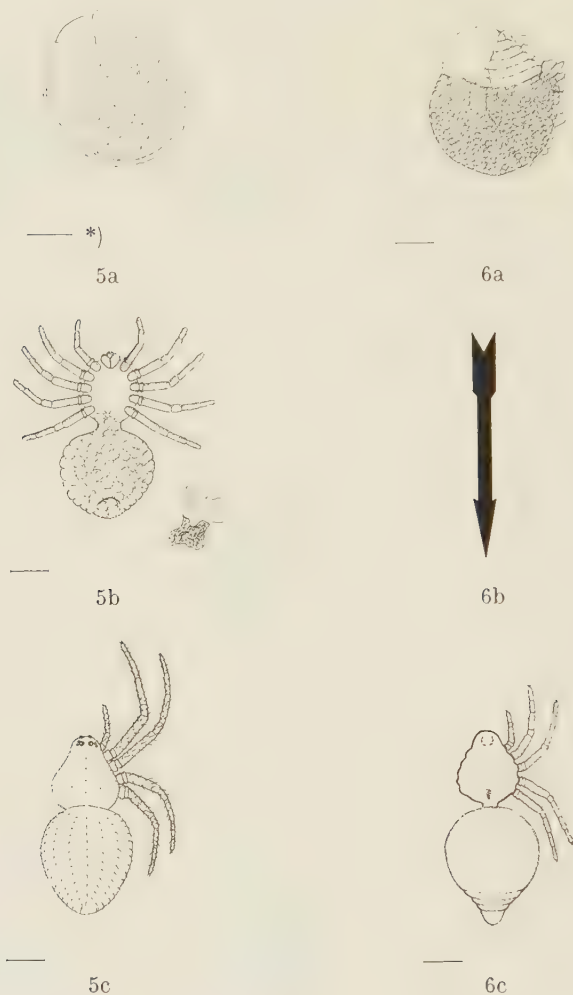
2a—2c *Dysdera crocata*: nach Beendigung der Embryonalperiode werden die Eihäute vollständig abgeworfen. Es folgt 1. und 2. Juvenilhäutung.

3a—3c *Lycosa saccata*: nach Beendigung der Embryonalperiode reissen die Eihäute auf, bleiben an den Spinnwarzen hängen und werden erst mit der 1. Juvenilhäutung abgeworfen.

4a—4c *Xysticus cristatus*: nach Beendigung der Embryonalperiode reissen die Eihäute auf werden aber nicht abgestreift; auch die 1. Juvenilhaut reisst zunächst über dem Prosoma. Eihäute und 1. Juvenilhaut werden erst mit der 2. Häutung abgeworfen.

*) 0,1 mm

Die Folge der Tegumente verschiedener Spinnen im Laufe ihrer frühen
p.e. Entwicklung



5a—5c *Aranea cornuta*: nach Beendigung der Embryonalperiode reissen die Eihäute auf, werden aber erst mit der 1. Juvenilhäutung abgeworfen.

6a—6c *Agelena labyrinthica*: nach Beendigung der Embryonalperiode reissen die Eihäute auf, werden aber nicht abgestreift; auch die 1. Juvenilhaut reisst zunächst über dem Prosoma ohne abgestreift zu werden. Eihäute und 1. Juvenilhaut werden erst mit der 2. Häutung abgeworfen.

*) 0,1 mm

TABELLE VIII.

*Frühentwicklung Dysdera crocata.**Konditionierung:* Temp. $20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$
R.L.F. 65—75 %

Eiablage	Aufreißen der Eihüllen	Intervall	1. Häutung	Intervall	2. Häutung	Intervall	3. Häutung	Intervall
23.3.64	10.4.64	17 Tg	14.4.64	4 Tg	28.4.64	14 Tg	28.5.64	30 Tg
22.5.64	9.6.64	17 Tg	13.6.64	4 Tg	27.6.64	14 Tg	28.7.64	31 Tg
20.5.64	7.6.64	17 Tg	11.6.64	4 Tg	25.6.64	14 Tg	25.7.64	31 Tg
15.6.64	2.7.64	17 Tg	6.7.64	4 Tg	20.7.64	14 Tg	20.8.64	30 Tg
17.6.64	4.7.64	17 Tg	8.7.64	4 Tg	22.7.64	14 Tg	23.8.64	31 Tg
20.6.64	7.7.64	17 Tg	11.7.64	4 Tg	25.7.64	14 Tg	25.8.64	30 Tg

TABELLE IX.

*Frühentwicklung Lycosa saccata.**Konditionierung:* Temp. $20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$
R.L.F. 65—75 %

Eiablage	Aufreißen der Eihüllen	Intervall	1. Häutung	Intervall	2. Häutung	Intervall	3. Häutung	Intervall
6.6.63	14.6.63	8 Tg	14.6.63	4 Std.	24.6.63	10 Tg	10.7.63	16 Tg
6.6.63	14.6.63	8 Tg	14.6.63	4 Std.	24.6.63	10 Tg	10.7.63	16 Tg
8.6.63	16.6.63	8 Tg	16.6.63	4 Std.	26.6.63	10 Tg	12.7.63	16 Tg
7.7.63	15.7.63	8 Tg	15.7.63	4 Std.	25.7.63	10 Tg	10.8.63	16 Tg
20.7.63	28.7.63	8 Tg	28.7.63	4 Std.	8.8.63	10 Tg	24.8.63	16 Tg
20.7.63	28.7.63	8 Tg	28.7.63	4 Std.	8.8.63	10 Tg	25.8.63	17 Tg

TABELLE X.

*Frühentwicklung Xysticus cristatus.**Konditionierung: Temp. 20° C ± 2° C
R.L.F. 65—75 %*

Eiablage	Aufreißen der Eihüllen	Intervall	1. Häutung	Intervall	2. Häutung	Intervall	3. Häutung	Intervall
14.3.64	31.3.64	17 Tg	31.3.64	0	3.4.64	3 Tg	14.4.64	11 Tg
2.4.64	19.4.64	17 Tg	19.4.64	0	22.4.64	3 Tg	3.5.64	11 Tg
16.4.64	3.5.64	17 Tg	3.5.64	0	7.5.64	3 Tg	18.5.64	11 Tg
18.4.64	5.5.64	17 Tg	5.5.64	0	8.5.64	3 Tg	19.5.64	11 Tg
20.4.64	7.5.64	17 Tg	7.5.64	0	10.5.64	3 Tg	21.5.64	11 Tg
30.4.64	17.5.64	17 Tg	17.5.64	0	20.5.64	3 Tg	31.5.64	11 Tg

TABELLE XI.

*Frühentwicklung Aranea cornuta.**Konditionierung: Temp. 20° C ± 2° C
R.L.F. 65—75 %*

Eiablage	Aufreißen der Eihüllen	Intervall	1. Häutung	Intervall	2. Häutung	Intervall	3. Häutung	Intervall
13.10.62	28.10.62	15 Tg	28.10.62	1—2 Std.	2.11.62	4 Tg	1.12.62	28 Tg
19.10.62	4.11.62	16 Tg	4.11.62	2 Std.	8.11.62	4 Tg	30.11.62	23 Tg
23.10.62	10.11.62	17 Tg	10.11.62	2 Std.	14.11.62	4 Tg	5.12.62	21 Tg
28.10.62	11.11.62	14 Tg	11.11.62	1—2 Std.	15.11.62	4 Tg	10.12.62	25 Tg
1.11.62	13.11.62	12 Tg	13.11.62	2 Std.	17.11.62	4 Tg	14.12.62	27 Tg
18.11.62	5.12.62	17 Tg	5.12.62	2 Std.	9.12.62	4 Tg	4. 1.63	26 Tg

TABELLE XII.

*Frühentwicklung Agelena labyrinthica.**Konditionierung:* Temp. $20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$
R.L.F. 65—75 %

Eiablage	Aufreißen der Eihüllen	Intervall	1. Häutung	Intervall	2. Häutung	Intervall	3. Häutung	Intervall
2.8.64	18.8.64	16 Tg	20.8.64	2 Tg	22.8.64	2 Tg	29.8.64	7 Tg
2.8.64	19.8.64	17 Tg	21.8.64	2 Tg	23.8.64	2 Tg	30.8.64	7 Tg
2.8.64	19.8.64	17 Tg	21.8.64	2 Tg	23.8.64	2 Tg	29.8.64	6 Tg
7.8.64	24.8.64	17 Tg	26.8.64	2 Tg	28.8.64	2 Tg	3.9.64	6 Tg
11.8.64	28.8.64	17 Tg	30.8.64	2 Tg	1.9.64	2 Tg	7.9.64	6 Tg
13.8.64	30.8.64	17 Tg	1.9.64	2 Tg	3.9.64	2 Tg	9.9.64	6 Tg

II. ZUR ENTWICKLUNGSPHYSIOLOGIE DER SINNESORGANE

Die Physiologie der Sinnesorgane und des Nervensystems der Araneiden steht gegenwärtig in zweierlei Hinsicht in Diskussion. Auf der einen Seite haben P.N. WITT (1952-1964) und H.M. PETERS (1931-1956) den Sinnes- und Verhaltens-Mechanismus des Radnetzbaues und dessen Relation zum Zentralnervensystem untersucht. Dabei hat sich gezeigt, dass einige, in der Human-Medizin angewandte neurotrope Substanzen, adulten und subadulten Argiopiden verabreicht, deren Netzbaufähigkeit in synaesthetischer Hinsicht beeinflussen. Auf der anderen Seite befasste sich R. LEGENDRE (1954-1956) und M. GABE (1954-1955) sowie H. KÜHNE (1959) intensiv mit dem Problem der Neurosekretion der Spinnen.

Die Sinnesorgane im Speziellen sind mit unterschiedlicher Zielsetzung und Methode untersucht worden. Sehr eingehend hat H. HOMANN (1928-1947) die Physiologie des Gesichtssinnes studiert. Er hat in mikroskopischen Studien für die meisten Spinnenfamilien Retinogramme erstellt und das Formensehen am lebenden Tier nachgewiesen. Von ganz anderer Art sind die Untersuchungen von F.J. LIESENFELD (1961) über Leistung und Sitz des Erschütterungssinnes der Spinnen. Auf seine an amputierten Beinen von *Zigella-notata*, in Form abgeleiteter Aktionspotentiale erhaltenen Ergebnisse, soll weiter unten eingegangen werden. Arbeiten zur embryonalen Entwicklungsphysiologie sind vor allem von A. HOLM (1941) und seinem Schüler A. EHN (1964) veröffentlicht worden. E. VON ORELLI-SCHÜTZ (1961) hat im Rahmen ihrer oekologischen Beobachtungen manche wertvollen Hinweise zur postembryonalen Entwicklungsphysiologie gemacht.

Bei den hier berichteten Untersuchungen liegt das Interesse der vergleichenden Ontogenese und Entwicklungsphysiologie nur am Rande der gesamten Problemstellung.

Die vorgelegten Ergebnisse sollen in erster Linie dazu dienen, die Frage der wechselseitigen Relation zwischen der Organogenese der Fernsinnesorgane einerseits und der fortschreitenden Histogenese im Zentralnervensystem andererseits, zu erhellen. Vergleiche in dieser Blickrichtung sind bis anhin noch nirgends unternommen worden.

Bei der Beurteilung des Entwicklungszustandes der Sinnesorgane habe ich mich, der Konsequenzen der Einschränkung bewusst, auf zwei Kriterien festgelegt. Es sind dies: erstens, die Ontogenese im Sinne der fortschreitenden Differenzierung der äusseren Morphologie der Sinnesorgane, zweitens, die Bestimmung des entwicklungsgeschichtlich frühesten Zeitpunktes der Funktionsfähigkeit der Sinnesrezeptoren in Form einer Gesamtreaktion des Tieres auf einen gesetzten, spezifischen Reiz. Dabei wurde darauf verzichtet den Wirkungsmechanismus in einer quantitativen Grösse zu erfassen. Ziel war vielmehr im Sinne der „Bedeutungslehre“ J. v. UEXKÜLL's zu einer Funktionsanalyse zu gelangen.

DER AKUSTISCHE SINN

Ob Spinnen Schallreize empfinden können, ist heute noch Gegenstand lebhafter Auseinandersetzungen, obwohl F. DAHL schon 1883 den Beweis der Tonempfindung bei Spinnen erbracht zu haben glaubte (T.H. SAVORY 1928, J. MILLOT 1949, W. v. BUDDENBROCK 1952, W.S. BRISTOWE 1958). Das Vorhandensein reichlich innervierter fein-beweglicher Trichobothrien an den Extremitäten der Spinnen verschiedener Familien, sowie der Nachweis ihrer Schwingungsbewegung beim Erklingen von Tönen, hatte DAHL zur Charakterisierung dieser Organe als *Hörhaare* geführt. Diese Funktion und Bedeutung der Trichobothrien wird aber von R. RABAUD (1922) und P. PALMGREN (1936) energisch bestritten. RABAUD weist nach, dass Spinnen Fluginsekten auch ohne Wahrnehmung ihres Summtones — durch Glas hindurch — angreifen (der Gesichtssinn wurde allerdings in seiner Versuchsanlage nicht ausgeschaltet!). PALMGREN hat nach Exstirpation (!) der Trichobothrien von *Tegenaria derhami* keine signifikante Veränderung der Fanghandlungen bei auf das Netz (!) applizierten Schwingungsreizen registrieren können (vergl. Vibrationssinn). Hingegen war in seinen Versuchen die Empfindlichkeit der Trichobothrien-ectomierten Tiere auf Luftbewegung deutlich herabgesetzt, was den Autor veranlasste, die Trichobothrien als *Perceptionsorgane der Luftströmung* zu bezeichnen.

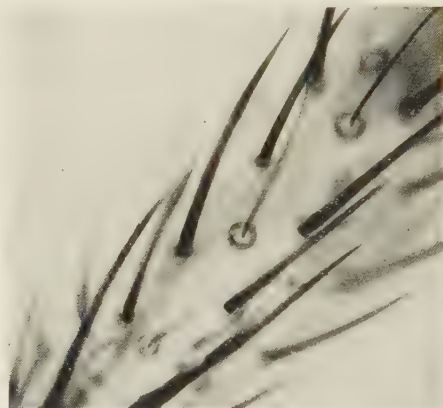
Versucht man Funktion und Bedeutung auf morphologische und ethologische Gegebenheiten zurückzuführen, so ergibt sich

folgendes: Trichobothrien sprechen ihrem Bau und ihrer Insertion im Tegument gemäss, auf Schallwellen an. Ob aber dabei von den Spinnen der Schall als Tonempfindung wahrgenommen wird, oder ob die den Schall begleitenden Luftvibrationen mechanoreceptorisch aufgenommen werden, bleibt eine offene Frage. Reizversuche mit Vertretern der von uns untersuchten Spinnenfamilien zeigten, dass

*Seriale Anordnung der Trichobothrien an den Extremitäten
von Xysticus cristatus*

Fig. 7.

Tarsus des 1. Gehbeines
mit Trichobothrien 1: 300.



alle Fluginsekten jagenden Spinnen positiv auf Schallwellen bzw. Luftvibrationen gewisser Frequenzen reagieren¹. Die Art der Reaktion ist allerdings unterschiedlich. Wird die Schallquelle wenige Centimeter senkrecht über das Versuchstier gehalten, so erheben Lycosiden und Thomisiden unmittelbar das erste ev. auch das zweite Beinpaar. Argiopiden verlassen den Schlupfwinkel und Ageleniden stürzen aus der Wohnröhre hervor. In Reichweite angenäherte Reizquellen werden auch bei völliger Dunkelheit von den Spinnen festgestellt und angegriffen.

Vergleicht man das Auftreten der Trichobothrien und deren Funktionieren in den frühen Postembryonalphasen verschiedener Spinnentypen, so zeigen sich Divergenzen in weitem Rahmen (Tabelle XIII).

¹ Im Experiment dienten als Reizquelle an den Beinen festgehaltene *Drosophila* oder *Musca-Imagines*. Den gleichen Effekt hatte auch die Annäherung einer vibrierenden Stimmgabel von der Schwingungszahl 440.

Auf die seriale Entstehung dieser Sinnesorgane an den Extremitäten wurde im ersten Teil dieser Arbeit hingewiesen. In den Fig. 8 und 9 ist dieser Sachverhalt am Beispiel von *Xysticus cristatus* festgehalten.

Schemata zur Trichobothrienbildung bei Xysticus cristatus

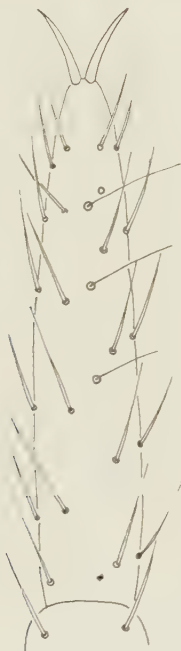


0.2 mm

Fig. 8.

Jungtier nach der 3. Htg.

das erste gebildete Trichobothrium weist an seiner Insertionsstelle einen doppelten Becher auf.



0.2 mm

Fig. 9.

Subadultes Stadium

3 voll ausgebildete, voneinander getrennte Trichobothrien.

DER ERSCHÜTTERUNGSSINN

Nahe verwandt mit dem Gehör- oder Vibrationssinn ist der Erschütterungssinn. Die wirksamen Reize bestehen auch hier aus Schwingungen, die aber nicht durch die Luft den Sinneszellen zuge-

Entwicklung der Trichobothrien und Reaktion auf Schallreize.

	Nach der 1. Häutung		Nach der 2. Häutung		Nach der 3. Häutung		Nach der 4. Häutung	
	Trichobothrien	Reiz- beantw.	Trichobothrien	Reiz- beantw.	Trichobothrien	Reiz- beantw.	Trichobothrien	Reiz- beantw.
<i>Dysdera croc.</i>	Pp. 0 — 0 Gb. 0 0 0	—	Pp. 0 — 1 Gb. 0 1 0	±	Pp. 0 — 1 Gb. 0 1 0	±	Pp. 0 — 1 Gb. 0 1 0	±
<i>Lycosa saccata</i>	Pp. 0 — 0 Gb. 0 0 0	—	Pp. 0 — 2 Gb. 1 2 3	±	Pp. 0 — 7 Gb. 1 2 3	+	Pp. 0 — 7 Gb. 5 3 9	+
<i>Xysticus crist.</i>	Pp. 0 — 0 Gb. 0 0 0	—	Pp. 0 — 0 Gb. 0 0 0	—	Pp. 0 — 1 Gb. 0 2 2	+	Pp. 0 — 2 Gb. 2 2 5	+
<i>Aranea cornuta</i>	Pp. 0 — 0 Gb. 0 0 0	—	Pp. 0 — 1 Gb. 0 1 1	±	Pp. 0 — 1 Gb. 0 1 4	+	Pp. 0 — 5 Gb. 0 3 10	+
<i>Agelena lab.</i>	Pp. 0 — 0 Gb. 0 0 0	—	Pp. 0 — 0 Gb. 0 0 0	—	Pp. 0 — 1 Gb. 0 1 2	+	Pp. 0 — 1 Gb. 2 2 3	+

Anzahl der Trichobothrien an: Pp. Pedipalpen; Tarsus, Tibia
Gb. Gehörnen; Tarsus, Metatarsus, Tibia

Reizbeantwortung: Spezifische Reaktion auf
Reize natürlicher und künstlicher Schallquellen

führt werden, sondern durch die feste Unterlage auf der das Tier sitzt oder steht. Ihrer Qualität nach sind Erschütterungsreize oft weniger homogen, als die den Schall begleitenden Luftvibrationen. Sie können unter Umständen lediglich aus einer Folge unregelmässiger Stösse bestehen. Auch ist ihre Dämpfung, je nach Struktur der Unterlage, oft beträchtlich.

Auf die zentrale Bedeutung der Erschütterungsreize bei orbitalen Netzspinnen ist schon mehrfach hingewiesen worden; beherrscht doch der Erschütterungssinn die Funktionskreise des Beutefanges und der Paarung in weitem Rahmen (PECKHAM 1887, RABAUD 1921, BALTZER 1923, GRÜNBAUM 1927). PETERS 1932, hat in zahlreichen Versuchen nachweisen können, dass von *Araneus diadematus* der Standort von ins Netz eingeflogenen Fliegen mit Hilfe des Erschütterungssinnes aufgefunden wird. Er hat in diesem Zusammenhang den Begriff der Vibrotaxis bei Spinnen eingeführt. Das Lokalisieren der im Netz zappelnden und flügel-schlagenden Beute geschieht, indem von der Nabe des Netzes aus, der am intensivsten vibrierende Radialfaden durch Betasten ermittelt wird und als Wegweiser dient. Das Aufsuchen eines Beuteobjektes wird auch dann ausgelöst, wenn eine tote, vollständig ausgetrocknete Fliege ins Netz eingehängt und mit einer Stimmgabel in Vibration versetzt wird. Umgekehrt: eine sorgfältig ins Netz eingehängte lebende, aber narkotisierte Fliege, löst keine Fanghandlung der Spinne aus, bis die Fliege aus ihrer Narkose erwacht und durch Bein- oder Flügelbewegungen das Netz in Erschütterung versetzt, was dann aber unmittelbar das Herbeieilen der Spinne zur Folge hat.

Vergleichsweise von uns durchgeführte Versuche mit *Araneus cornutus* ergaben analoge Verhältnisse. Auch bei der Beobachtung der Trichterspinne zeigte sich eine deutliche Empfänglichkeit für Erschütterungsreize. Das Trichternetz ist durchaus geeignet, durch Beuteobjekte oder Geschlechtspartner auf der trampolinartigen Netzspreite ausgelöste Vibrationen zur Warte, dem Aufenthaltsort der lauernden Spinne, zu leiten. M. HOLZAPFEL (1933) hat bei ihrer Untersuchung über die nichtoptische Orientierung der Ageleniden festgestellt, dass sich die Tiere nach ausgelöstem Reiz, bereits in der Warte, frontal zur Richtung des ins Netz geratenen Beutetieres (oder Geschlechtspartners) aufstellen. Ich halte diese Bereitstellung für eine, dem Lokalisieren des vibrierenden

Radialfadens in der Nabe der Radnetzspinnen entsprechende Reaktion. Sie stellt die erste Phase in einer regelmässig ablaufenden Reihe von Instinkthandlungen beim Beutefang dar. Dauert der Erschütterungsreiz an (im Falle des adulten Männchens, wird er von diesem immer wieder unterbrochen), so eilt die Spinne direkt auf die Beute zu und schlägt die Klauen der Cheliceren in ihr ein. Ganz offensichtlich ist auch das Beissen und die damit verbundene Giftinjektion mit der Erschütterungswahrnehmung gekoppelt. Dies zeigt sich, wenn eine mit Fliegenbrei getränkte Wattekugel mit einem an einer Stimmgabel befestigten Draht in Vibration versetzt wird. Die Agelenide beisst so lange in die Watte, als von dieser Erschütterungsreize ausgehen. Andererseits wird eine sorgfältig (d.h. erschütterungsfrei) ins Netz gebrachte, getränkte Wattekugel kaum beachtet und oft erst nach Stunden durch den Geruchssinn festgestellt, und, ohne dass die Klauen eingeschlagen werden, an Ort und Stelle ausgesaugt. Auch frisch getötete oder narkotisierte Fliegen im Netz werden kaum beachtet. Erwachen jedoch die letzteren aus ihrer Narkose, und setzen sie das Netz durch Bein- oder Flügelbewegungen in Erschütterung, so eilt die Spinne herbei, beisst, und zerrt das Beuteobjekt zur Warte.

Bei den *Dysderiden* ist die Wirkung von Erschütterungsreizen weniger gut feststellbar. Die Röhrenspinnen entfalten ihre Aktivität in erster Linie nachts. Sie verbringen den Tag normalerweise ruhend in ihrer Wohnröhre versteckt. Am Tage etwa festgestellte Reaktionen aufgeweckter Tiere divergieren in weitem Rahmen und sind deshalb für eine Beurteilung recht fragwürdig. In den Abend- oder Nachtstunden durchgeführte Reizversuche geben ein aufschlussreicheres Bild. Auf die Gespinstfäden der Wohnröhre applizierte Vibrationsreize werden abends rasch beantwortet, indem die Bewohnerin aus ihrer Behausung hervortritt und den vibrierenden Gegenstand angreift. Vibrationsreize spielen auch im Paarungsverhalten dieser Spinnen sicher eine wesentliche Rolle, denn das den Geschlechtsakt einleitende eifrige gegenseitige Betasten hat in seiner Bewegungsfolge durchaus vibratorischen Charakter.

Schwieriger ist es die Perception von Erschütterungsreizen bei den vagabundären *Lycosiden* und *Thomisiden* aus dem Verhalten zu erfassen. Individuen dieser Gattung reagieren sofort durch Herbeieilen, wenn Erschütterungen schwacher Intensität z.B. auf Holz übertragen werden. Hingegen sind auf Moos, Humus

oder kompakten Stein applizierte Reize wohl infolge ihrer starken Dämpfung nur auf kürzeste Strecken wirksam.

Über die Frage der Lokalisation des Erschütterungssinnes und den Bau der Perceptionsorgane gehen die Ansichten auseinander. 1890 hat P. GAUBERT auf Grund morphologischer Beobachtungen, hauptsächlich an den Beingelenken vorkommende hypodermale Strukturen, die aus stark lichtbrechenden Leisten und regelmässigen Zwischenräumen bestehen, als lyriforme Organe beschrieben. H. VOGEL (1923) und B.J. KASTON (1935) untersuchten den histologischen Bau dieser Bildungen und stellten fest, dass diese Organe durch eine feine Haut nach aussen abgeschlossen und an ihrer Basis reichlich innerviert sind. Ihrem Aufbau und ihrer Lage gemäss, könnten sie auf Druck und Zug an den Drehpunkten der Gelenke ansprechen. Vogel hat daher von Gelenksinnesorganen gesprochen und sie in Analogie zum Subgenualorgan der Orthopteren, Hymenopteren und Lepidopteren gesetzt. Diesen Auffassungen steht die Meinung des französischen Arachnologen J. MILLOT (1949) gegenüber der die lyriformen Organe in den Dienst des chemischen Sinnes stellt.

Recht deutlichen Aufschluss haben neuere elektrophysiologische Versuche, wie sie W.S. PRINGLE (1954) an Skorpionen, F.J. LIESENFELD (1956/61) und Ch. WALCOTT (1959) an Spinnen durchgeführt haben, geliefert. Die Ergebnisse dieser Autoren weisen deutlich auf die mechanoreceptorische Funktion der lyriformen Organe hin. Liesenfeld hat durch Ableitungen an den Nervensträngen der Extremitäten von Radnetzspinnen die vibrationsempfindlichste Region ermittelt und an dieser Stelle das grosse quer-gestellte lyriforme Organ am Metatarsus- Tarsusgelenk gefunden. Dass es sich dabei um hochspezialisierte Sinnesorgane handelt, weist dieser Autor nach, indem er Insekten zum Vergleich heranzieht. Die Festlegung der Reizschwelle zeigt bei der Radnetzspinne *Zigiella-x-notata* eine etwa um 6 Zehnerpotenzen höhere Erschütterungsempfindlichkeit im Vergleich zu *Periplaneta*.

Wir untersuchten mehrfach Vertreter der für unsere Fragestellung wichtigen primären, vagabundären und sedentären Spinnen in dieser Hinsicht.

Geprüft wurde das 1. Gehbein. Dieses stellt insofern einen repräsentativen Vergleich dar, als Radnetzspinnen in Lauerstellung die ersten Gehbeine als *Fühler* stets in Kontakt mit

erschütterungsleitenden Stellen des Netzes (z.B. Signalfaden bei *Zigiella*) bringen.

Vergleicht man die Anzahl der lyriformen Organe der verschiedenen Spinnen im gregären Stadium der einzelnen Typen, so ergeben sich folgende Aspekte:

		Anzahl der lyriformen Organe am 1. Gehbein	Total der Spalten
<i>Dysdera crocata</i>	nach 2. Htg.	6	22—30
<i>Lycosa saccata</i>	nach 2. Htg.	6	17—25
<i>Xysticus cristatus</i>	nach 3. Htg.	3	14—18
<i>Aranea cornuta</i>	nach 2. Htg.	8	45—55
<i>Agelena lab.</i>	nach 3. Htg.	7	60—70

Im Hinblick auf die postembryonale Entwicklung dieser Sinnesorgane tritt entsprechend der spezifischen Entwicklungsdynamik der verschiedenen Spinnentypen einerseits und ihrer Lebensweise andererseits, eine nicht zu übersehende Differenzierung auf. Das erstmalige Auftreten der lyriformen Organe zeigt sich bei:

<i>Dysdera crocata</i>	nach der 2. Häutung
<i>Lycosa saccata</i>	„ „ 2. „
<i>Xysticus cristatus</i>	„ „ 3. „
<i>Aranea cornuta</i>	„ „ 2. „
<i>Agelena labyrinthica</i>	„ „ 3. „

Trotz einigen Kenntnissen der Differenzierung im Grossen, muss darauf hingewiesen werden, dass die Histogenese dieser Sinnesorgane ihr Innervationsmodus, die Schaltung der Neurone sowie deren sekundären Zentren im Zentralnervensystem noch völlig unbekannt sind. Es dürfen daher von dieser Seite noch wesentliche Aufschlüsse über die Reizaufnahme, -Leitung und -Verarbeitung zu erwarten sein.

Verhaltensreaktionen juveniler Spinnen, die eindeutig vom Erschütterungssinn abhängig sind, lassen sich nur bei den

Argiopiden und Ageleniden nachweisen. Die Reizunterscheidung bzw. deren Koppelung mit der Auslösung bestimmter Reaktionen stellt sich aber auch bei den Netzspinnen erst allmählich ein. Im gregären Stadium (Argiopiden nach 2. Häutung, Ageleniden nach 3. Häutung) wird jeglicher Erschütterungsreiz, sowohl einmaliges Klopfen, wie auch der kontinuierliche Vibrationsreiz, durch Fluchtreaktion beantwortet. Haben dann die jungen Radnetzspinnen die dritte, Trichterspinnen die vierte Häutung hinter sich, und das erste Stadium solitären Lebens erreicht, so löst einmaliges Klopfen wie bis anhin Fluchtreaktion, der kontinuierliche Vibrationsreiz hingegen die Fanghandlung aus.

DER CHEMISCHE SINN

Obwohl die Wahrnehmung chemischer Reize bei Araneiden nie in Frage gestellt wurde, ist es nicht einfach, eine Vorstellung zu gewinnen für das, was der chemische Sinn bei den Spinnen leistet. Wenn man bedenkt, dass bei ihnen ein Dufteindruck, nicht wie wir dies von den Wirbeltieren gewohnt sind, von einem streng lokalisierten, in die Atemwege eingebauten Organ, ev. unter Spülen, wahrgenommen wird, sondern von verschiedenen, auf die Körperoberfläche verteilten Rezeptoren aufgenommen werden muss und deren Stimulation erst noch vom Dampfdruck des betreffenden Duftstoffes abhängt, so liegt das an der Grenze unseres Nachempfindens. Dazu kommt die unverkennbare Verknüpfung des Geruchssinnes mit dem Tastsinn. Beobachtet man doch recht häufig, wie z.B. das Prüfen eines Beuteobjektes durch eifriges Betasten begonnen, wechselweise durch eine geruchliche Musterung ergänzt wird. Auch werden, uns als absolut geruchlos vorkommende chemisch-physikalische Veränderungen der Zusammensetzung der Luft, wie z.B. das Konzentrationsgefälle von Wasserdampf, von Spinnen mit Sicherheit festgestellt und analysiert. J. MILLOT (1946) hat vorgeschlagen, den chemischen Sinn der Spinnen in drei Kategorien einzuteilen: den Geschmacksinn, den chemo-taktilen Sinn und den Geruchssinn.

Als reiner Fernsinn ist nur die Perception des Geruches anzusprechen. Ihm ist in der vorliegenden Studie spezielles Interesse gewidmet. Das in diesem Dienste stehende

Sinnesorgan ist eine auf der Dorsalseite des Tarsus jeder Extremität gelegene Einsenkung des Chitintegumentes, das am Grunde mit einem zapfenartigen Kegel besetzt ist. F. DAHL hatte es 1884 als rudimentäres Trichobothrium beschrieben. Dagegen untersuchte H. BLUMENTHAL (1935) mehr als 300 Spinnengattungen im Hinblick auf dieses Tarsalorgan und fand, dass dieses in seiner basalen Ausdehnung ausnahmslos grösser ist als die Becher der benachbarten Trichobothrien am gleichen Bein. Durch lokal gesetzte Duftreize mit verschiedenen Ölen, wie Nelkenöl, Terpentinöl, und ätzenden Flüssigkeiten (Ammoniak etc.) konnte er, wenn auch unter unnatürlichen Bedingungen, die Geruchsperception recht deutlich machen, speziell wenn vergleichsweise mit Beinregeneraten, bei denen das Tarsalorgan noch fehlte, gearbeitet wurde.

Die histologische Untersuchung an adulten Tieren wurde erstmals von BLUMENTHAL vorgenommen. Die Präparate zeigten napfartige Vertiefungen des Chitins im Zentrum deren Bodenfläche Nervenendigungen einmünden. Die bipolaren Neurone liegen weiter proximal, zwischen die Muskulatur eingebettet, und stehen mit dem Hauptnervenstrang in Verbindung.

Vergleichend betrachtet ist die Morphologie dieses Organs bei allen recenten Spinnen von einer erstaunlichen Uniformität. Nur die Ausformung des inneren Chitinrandes zeigt geringfügige Divergenzen. In paralleler Weise differiert, an einfachen Reizversuchen gemessen, die qualitative Geruchs-Wahrnehmung wenig. Es scheint sich hier um ein Sinnesorgan zu handeln, das in seiner Anlage starr ist und in seiner Ausbildung nur wenig Variabilität zeigt. Unsere Beobachtung der Reizempfindung an Jungtieren hat folgendes ergeben.

Bei der Entwicklung der Tarsalorgane in Relation zur allgemeinen Epigenese verschiedener Spinnentypen ist morphologisch und funktionell Paralleleität mit den lyriformen Organen feststellbar. Bevor die volle Aktivität erreicht wird, tritt eine partielle Wirkweise der beiden Sinnesorgane ein. *Lyriforme Organe*: im gregären Stadium werden nur starke Erschütterungsreize percipiert. Diese lösen in jedem Fall Fluchtreaktionen aus. Mit jeder folgenden Häutung verfeinert sich die Reizempfindung mehr und mehr. Sie ermöglicht der Jungspinne bald die ins Netz geratenen Beutetiere als solche zu erkennen, um

auf sie zuzuneilen und mit den Cheliceren zu packen. Die Leistungsfähigkeit des Erschütterungssinnes erreicht schliesslich bei den adulten Netzspinnen ihren Höhepunkt im Vibrationsritual, welches das werbende Männchen auf das Netz des fressgierigen Weibchens appliziert, um ja nicht etwa mit Beute verwechselt zu werden, sondern vielmehr den angriffslustigen Partner in Begattungsstimmung zu versetzen.

Was die *Tarsalorgane* betrifft, so reagieren die Jungspinnen aller untersuchten Typen im gregären Stadium auf Wasserdampf. Dagegen werden Reize, ausgehend von Fliegenbrei oder Wespenaufguss nicht beantwortet. Diese partielle Funktionstüchtigkeit erscheint insofern sinnvoll, als in diesem Entwicklungsstand die Jungtiere von ihrer Dotterreserve leben, zusätzlich aber Wasser aufnehmen. Dies ändert sich mit dem Eintritt ins solitäre Stadium, was meist mit einer Häutung verbunden ist. Einzeln lebende Jungspinnen reagieren positiv, d.h. durch Zuwendung auf Wasser und Fliegenbrei, negativ d.h. durch Abwendung oder Flucht, auf Wespenaufguss.

Mit fortschreitender Entwicklung nimmt die Nuancierung der Geruchseindrücke zu. Im adulten Zustand vermögen die Tiere geruchlich geschlechtsspezifische Unterschiede von Spinnfäden, Exuvien und selbstverständlich der Individuen selbst, rasch und sicher zu analysieren (vgl. 1. Teil).

Bei unserer Prüfung des Geruchssinnes wurde von der bei andern Autoren bevorzugten Methode der Amputation grundsätzlich Abstand genommen. Denn es ist zu erwarten, dieses Vorgehen bringe in jedem Fall eine Beeinträchtigung des Gesamtbefindens und damit auch der Gesamtreaktion des Tieres mit sich. Zudem ist bei einem derartigen Eingriff damit zu rechnen, dass gleichzeitig auch andere Organe ausser Funktion gesetzt werden und das Resultat auch dadurch verfälscht wird. Auf die Anwendung wesensfremder Duftstoffe, wie sie scharfe Chemikalien freisetzen, wurde ebenfalls verzichtet. In den vorliegenden Versuchen dienten Konzentrate von Fliegenbrei, Aufguss von Wespen und Wasser mit Zusätzen von Salz oder Zucker als Reizquellen. Normaltiere, bei $20 \pm 2^\circ \text{C}$ und 65—75% relativer Luftfeuchtigkeit gehalten, reagieren durch Zuwendung auf Fliegenbrei und Wasser, durch Flucht auf Wespenaufguss. Diese Reaktionen fallen sämtliche aus, wenn man die Tarsalorgane mit Vaseline überdeckt.

Die Entwicklung des Tarsalorgans und dessen Funktionstüchtigkeit wurde an den postembryonalen Frühstadien wie folgt nachgewiesen:

		Morph. Ausdifferenzierung der Tarsalorgane	Erste Reaktion auf Wasser	Erste Reaktion auf Fliegenbrei und Wespenextrakt
		Häutungsstad.	Häutungsstad.	Häutungsstad.
<i>Dysderidae</i>	<i>D. crocata</i>	2	2	3
	<i>D. erythrina</i>	2	2	3
	<i>S. senoculata</i>	2	2	3
<i>Lycosidae</i>	<i>L. saccata</i>	2	2	3
	<i>L. hortensis</i>	2	2	3
	<i>Tr. ruricola</i>	2	2	3
	<i>Tr. terricola</i>	2	2	3
<i>Thomisidae</i>	<i>X. kochii</i>	3	3	4
	<i>X. cristatus</i>	3	3	4
	<i>M. vatia</i>	3	3	4
<i>Argiopidae</i>	<i>A. cornuta</i>	2	2	3
	<i>A. quadrata</i>	2	2	3
	<i>A. marmorea</i>	2	2	3
<i>Agelenidae</i>	<i>A. labyrinthica</i>	3	3	4
	<i>Coel. atropos</i>	3	3	4
	<i>Teg. parietana</i>	3	3	4

DER OPTISCHE SINN

Die Augen stellen in Struktur und Leistung das am weitesten divergierende Sinnesorgan der Araneiden dar. Selbst an ein und derselben Spinne treten fast regelmässig Sehorgane verschiedener Bauart auf. Ph. BERTKAU (1886) hat daher von einem Dimorphismus der Spinnenaugen gesprochen und für die beiden hauptsächlich auftretenden Strukturtypen die Bezeichnung Haupt- und Nebenaugen eingeführt. In Anlehnung an die Lage der Sehorgane bei anderen Arachnoiden hat K. KISHINOUE (1891) dagegen die Namen Median- und Lateralaugen vorgeschlagen, währenddem K. HEIDER (1890) darauf aufmerksam machte, dass die verschie-

denen Augentypen nicht nur durch Lage und Bedeutung, sondern auch durch ihre Entwicklungsgeschichte voneinander abweichen.

Aber Lateralaugen sind bei verschiedenen Spinnenfamilien durchaus in medianer Lage auf dem Prosoma situiert. Nebenaugen können sowohl an Grösse, Differenziertheit des Baues, sowie in ihrer physiologischen Leistung die *Hauptaugen* bei weitem übertreffen. Wir folgen daher den Bezeichnungen von E. WIDMANN (1908), der auf Grund morphologischer Fakten (s.u.) von invertierten- und convertierten Augen spricht, obwohl die Begriffe Haupt-, Neben-, Lateral- und Medialaugen infolge ihrer Priorität weit verbreitet sind.

W. BÖSENBERG (1910) hat versucht die Augenstellung im Sinne eines streng systematischen Merkmals auszuwerten, was keine ungeteilte Anerkennung gefunden hat. Doch lassen sich für die europäischen Formen Evolutionstendenzen aus der Augenzahl (A) und Typen-Charakteristica aus der Augenanzordnung (B) erkennen:

- | | |
|-----------------------------------|-----------------------|
| A) Spinnen mit 6 Augen | = primäre Spinnen |
| (2 invertierte Augen fehlen) | |
| Spinnen mit 8 Augen | = evoluierte Spinnen |
| B) 8 Augen in 2 Reihen angeordnet | = sedentäre Spinnen |
| 8 Augen in 3 Reihen angeordnet | = vagabundäre Spinnen |

Das allgemeine Bauprinzip der Spinnenaugen, in seiner Gliederung in den dioptrischen Apparat, den lichtrezipierenden Teil und die Reizleitungsorgane, weicht kaum ab von analogen Einrichtungen bei den übrigen Arthropoden. Hingegen findet man wesentliche Unterschiede in der histologischen Struktur der Einzelelemente. Der Kern der Retinazellen beispielsweise liegt beim convertierten Auge stets proximal, beim invertierten Auge distal des lichtrezipierenden Stäbchens. Folgt man den Beschreibungen derjenigen Autoren, die den Feinbau der optischen Sinnesorgane untersucht haben (WIDMANN, GRABER, HENTSCHEL, HOMANN und BERTKAU), so lassen sich für den in der vorliegenden Arbeit angestrebten Vergleich Fakten zusammenstellen:

1. In convertierten Augen ist stets ein lichtreflektierendes Tapetum vorhanden, das in seiner Form unterschiedlich ausgebildet ist.

- A. Bei *primären* Spinnen: becherförmiges Tapetum
(Dysderiden)
 - B. bei *sedentären* Spinnen: trichterförmiges Tapetum
(Argiopiden, Ageleniden)
 - C. bei *vagabundären* Spinnen: rostförmiges Tapetum
(Lycosiden, Thomisiden)
2. In den invertierten Augen zeigen die Abgänge der Nerven-
fibrillen und die Lage der Kerne der Retinazellen aufschluss-
reiche Characteristica.
- 1) Abgang der reizleitenden Nervenfibrillen bei *vagabundären*
Spinnen:
distal des Zellkerns in geradliniger Fortsetzung der zylinder-
förmigen Retinazelle.
 - 2) Abgang der reizleitenden Nervenfibrillen bei *sedentären*
Spinnen:
proximal des Zellkerns in abgewinkelttem Verlauf zur zylin-
derförmigen Retinazelle.

Die Entwicklung der convertierten Augen hat K. KISHINOUE (1891) als erster untersucht und festgestellt, dass diese durch die Einzenkung der Epidermis eingeleitet wird. Vor einigen Jahren verfolgte H. HOMANN (1953) die Organogenese der tropischen Spinne *Heteropoda venatoria* in einer histologischen Studie.

Vergleichende Untersuchungen der Bildung dieser Sinnesorgane liegen nicht vor.

Über die Ontogenese der invertierten Augen hat K. HEIDER (1890) sich im Rahmen der allgemeinen Entwicklung ausgesprochen. Die Histogenese ist sogut wie unbekannt.

Das Augenmerk unserer Beobachtungen lag auf der Ausdifferenzierung dieser Sinnesorgane und auf der Reizbarkeit in den frühen Postembryonalstadien.

Im ersten Teil dieser Arbeit wurde nachgewiesen, dass bei Lycosiden ganz offensichtlich die Ontogenese der invertierten Augen sich wesentlich später vollzieht, als dies bei den convertierten Augen der Fall ist. Diese Retardierung betrifft vor allem die Linsen- und Pigmentbildung.

Vergleicht man den Endpunkt der Augen-Ontogenese bei den fünf untersuchten Spinnentypen, so erhält man folgendes Bild:

	Abschluss der Organogenese der convertierten Augen	Abschluss der Organogenese der invertierten Augen
<i>Dysderidae</i>	nach 1. Häutung	—
<i>Lycosidae</i>	nach 2. Häutung	nach 3. Häutung
<i>Thomisidae</i>	nach 3. Häutung	nach 3. Häutung
<i>Argiopidae</i>	nach 2. Häutung	nach 2. Häutung
<i>Agelenidae</i>	nach 3. Häutung	nach 3. Häutung

Die Entwicklung der Funktion des Gesichtssinnes wurde in unsern Versuchen ausschliesslich anhand von Reizversuchen an Normaltieren zu erfassen versucht. Von Ausschaltungsversuchen durch Blenden wurde Abstand genommen, weil uns die Auswirkungen auf das Gesamtverhalten der Tiere durch einen derart massiven Eingriff unabsehbar erscheinen. Vorversuche an adulten Spinnen haben gezeigt, dass das Gesichtsempfinden der Araneiden vor allem auf drei Reizarten anspricht:

1. Das Näherrücken grosser Flächen bewirkt Fluchtreaktion (Helligkeitssehen).
2. Das Laufbrett (nach W. v. BUDDENBROCK) mit einer einfarbigen und einer gemusterten Seitenwand bewirkt Zuwendung zur gemusterten Wand (Grenzflächenwirkung).
3. Das Aufstellen getrockneter (geruchloser) Beutetiere bewirkt Zuwendung (Formsehen).

Bei der Durchführung der Tests nach obigen Kriterien wurde die Aktivitätsphase der Versuchstiere berücksichtigt. *Lycosiden* und *Argiopiden* sind während der Dämmerung weitaus am lebhaftesten, währenddem *Dysderiden* nachts auf Raub ausziehen. *Thomisiden* und *Ageleniden* (vor allem *Agelena labyrinthica*) sieht man bei vollem Tageslicht ihre Aktivität entfalten.

Da unsere Labortiere in dieser Beziehung kaum Abweichungen zum Verhalten in Freiheit zeigten, wurde mit den einzelnen Spinnengruppen zu folgenden Tageszeiten experimentiert:

<i>Dysderiden</i>	19—22 Uhr
<i>Lycosiden</i>	16—19 Uhr
<i>Argiopiden</i>	18—20 Uhr
<i>Thomisiden</i>	12—16 Uhr
<i>Ageleniden</i>	12—16 Uhr

In der nachfolgenden Tabelle sind die Antwort-Reaktionen der Jungtiere früher postembryonaler Stadien auf optische Reize zusammengestellt.

		Reaktionen auf Reize des Gesichtssinnes von Jungspinnen verschiedenen Alters		
		Reaktion auf die Bewegung grosser Flächen	Reaktion auf dem Laufbrett	Reaktion auf Beutetiere
<i>Dysderidae</i>	nach 1. Htg.	+	—	—
	2. Htg.	+	—	—
	3. Htg.	+	—	—
<i>Lycosidae</i>	nach 1. Htg.	—	—	—
	2. Htg.	+	—	—
	3. Htg.	+	+	+
<i>Thomisidae</i>	nach 1. Htg.	—	—	—
	2. Htg.	—	—	—
	3. Htg.	+	+	+
<i>Argiopidae</i>	nach 1. Htg.	—	—	—
	2. Htg.	+	—	—
	3. Htg.	+	+	—
<i>Agelenidae</i>	nach 1. Htg.	—	—	—
	2. Htg.	—	—	—
	3. Htg.	+	+	—

Dysderiden zeigen schon vom ersten Häutungsstadium an eine Reaktion auf bewegte grosse Flächen. Grenzflächenempfinden und Formsehen kann auch bei der solitär lebenden Jungspinne nicht nachgewiesen werden.

Lycosiden reagieren nach der zweiten Häutung auf Helligkeitsunterschiede ihrer Umgebung. Auf dem Laufbrett und auf vorgesetzte Beutestücke reagieren sie positiv wenige Tage nach der dritten Häutung.

Thomisiden lassen beim Eintritt ins dritte Häutungsstadium eine schlagartig auftretende Empfindung der ganzen Breite optischer Reize: Helligkeitssehen, Grenzflächenwahrnehmung und Formsehen erkennen.

Argiopiden und *Ageleniden* vermögen nach der ersten Häutung, wie *Lycosiden* und *Thomisiden*, keinerlei optische Reize zu beantworten.

Nach der zweiten Häutung führen *Argiopiden* auf experimentell provozierte Helligkeitsunterschiede Fluchtbewegungen aus. Das Grenzflächenempfinden und Bewegungssehen kann bei beiden Netzspinnentypen nach der dritten Häutung nachgewiesen werden. Die optische Wahrnehmung unbeweglicher Beute (Formsehen) wird auch nach dem Eintritt in die solitäre Lebensphase nicht erreicht.

Vergleich der Entwicklung und Funktionstüchtigkeit der Fernsinnesorgane. Bei der Betrachtung der Organogenese und der physiologischen Leistung der Sinnesorgane im Laufe der frühen postembryonalen Entwicklungsstadien, lassen sich Reihen von Evolutions- bzw. Spezialisierungstendenzen aufstellen, die zu vergleichen reizvoll erscheint. Bei den der vorliegenden Untersuchung zugrunde liegenden Spinnenfamilien lassen sich evolutive Weiterbildungen nach zwei Richtungen erkennen: die Entwicklung des Gesichtssinnes einerseits und die Verfeinerung der Reception mechanischer Reize andererseits. Ausgehend von der Primärform der *Dysderiden*, die nur über sechs lediglich Helligkeitsunterschiede wahrnehmende Augen verfügen, tritt bei *Lycosiden* ausgeprägtes Form- und Bewegungssehen auf. Bei den *Thomisiden* kommt ferner die Fähigkeit des Fixierens von einmal ins Blickfeld gelangten Objekten durch den Gebrauch einer beweglichen Retina in den invertierten Augen hinzu. Bei *Argiopiden* und *Ageleniden* ist der akustische Sinn und der Vibrationssinn gegenüber *Dysderiden* beträchtlich gesteigert. Dies ist schon an der von 1 (*Dysdera crocata*, adult) auf 18 (*Agelena labyrinthica*, adult) je Extremität erhöhten Trichobothrienzahl ersichtlich. Auch die Vermehrung der Sinnesspalten in den lyriformen Organen hält damit Schritt (Tab. XIV, XV). Das Verhalten der Tiere ist entsprechend. Währenddem *Dysderiden* Vibrationsreize entfernter Reizquellen nur mit unbestimmter Excitation beantworten, reagieren *Netzspinnen* in ganz spezifischer Weise auf Vibrationen, ja es wird sogar je nach

dem Modus der Erschütterung (Beute/Geschlechtspartner) ein bestimmtes Verhaltensmuster ausgelöst.

Bemerkenswert bei dem vorliegenden Vergleich ist die Tatsache, dass bei den einzelnen Spinnentypen die Sinnesleistung nur in einer der möglichen Evolutionsrichtungen gesteigert wurde, während die anderen weitgehend stagniert, ev. sogar rückgebildet wurden¹.

Die bei den *Dysderiden* auftretende Approximation der Augen, sowie das Vorhandensein von vier Stigmenpaaren, wurde schon vor einiger Zeit (SAVORY, GERHARDT) als Primärmerkmal postuliert. Die von uns nachgewiesenen unspezialisierten Sinnesleistungen dieses Typus, bestätigen diese Annahme. *Lycosiden* und *Thomisiden*, sowie *Argiopiden* und *Ageleniden* lassen indessen über die Fakten der äusseren Morphologie hinaus, durch das Vermögen hochspezifischer Sinnesleistungen, ihre Weiterentwicklung erkennen, wie dies aus der folgenden Gegenüberstellung ersichtlich ist.

TABELLE XIV.

Die Ausbildung der Fernsinnesorgane verschiedener Jungspinnen in der gregaren Phase der postembryonalen Entwicklungsstadien.

	Anzahl der Tricho- bothrien je Gehbein	Anzahl der Spalten im lyriformen Organ (1. Gb.)	Ausbildung der Augen invert./convert.	Tarsalorgan je Gehbein
<i>Dysdera crocata</i> n. 2. Häutung	1	22—27	0/6 kein Pigment	vorhanden
<i>Lycosa saccata</i> n. 2. Häutung	6	17—25	2/6 viel Pigment	vorhanden
<i>Xysticus cristatus</i> n. 3. Häutung	5	14—20	2/6 viel Pigment bewegl. Retina	vorhanden
<i>Aranea cornuta</i> n. 2. Häutung	2	50—70	2/6 wenig Pigment	vorhanden
<i>Agelena labyrinthica</i> n. 3. Häutung	3	50—70	2/6 wenig Pigment	vorhanden

¹ z.B. lyriforme Organe bei Thomisiden.

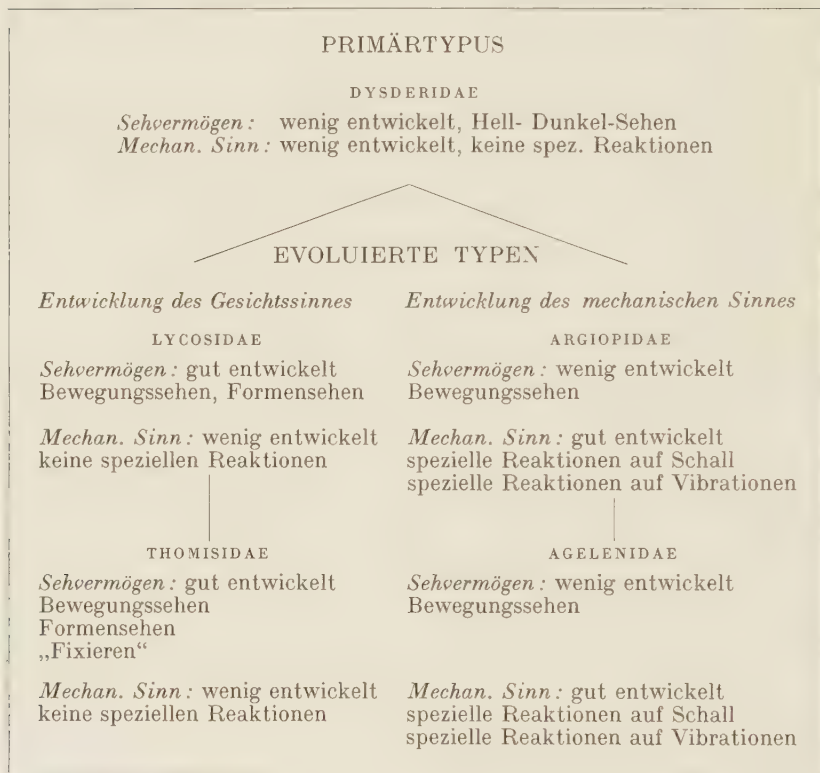
TABELLE XV.

Die qualitative Sinnesleistung verschiedener Jungspinnen in der gregären Phase der postembryonalen Entwicklung.

	Akustischer Sinn Reiz- beantwortung	Erschütterungs- sinn Reiz- beantwortung	Gesichtssinn Qualität	Chem. Sinn Reiz- beantwortung
<i>Dysdera crocata</i> nach 2. Häutung	unbestimmt	unbestimmt	Hell-dunkel- sehen	spezifisch
<i>Lycosa saccata</i> nach 2. Häutung	unbestimmt	unbestimmt	Form- und Bewegungs- sehen	spezifisch
<i>Xysticus cristatus</i> nach 3. Häutung	unbestimmt	unbestimmt	Form- und Bewegungs- sehen „Fixieren“	spezifisch
<i>Aranea cornuta</i> nach 2. Häutung	spezifisch	spezifisch	Bewegungs- sehen	spezifisch
<i>Agelena labyrinthica</i> nach 3. Häutung	spezifisch	spezifisch	Bewegungs- sehen	spezifisch

TABELLE XVI.

*Gegenüberstellung der möglichen Evolutionstendenzen
bei verschiedenen Spinnenfamilien*



III. ZUR ENTWICKLUNG DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

ÄUSSERE MORPHOLOGIE UND LAGE DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

Die Gestalt des Zentralnervensystems der Araneiden ist charakterisiert durch die Konzentration der ursprünglich segmental angelegten Neuromere zu einer zusammenhängenden, im Prosoma gelegenen Ganglienmasse.

Das von mesodermalem Perilemma bedeckte nervöse Gewebe wird durch den ventro-dorsal verlaufenden Oesophag durchquert und dabei in das supraoesophageale Syncerebrum und die suboesophagealen Bein- und Abdominalganglien geschieden.

Die einzelnen Ganglien lassen sich als abgegliederte Komplexe äusserlich im suboesophagealen Teil noch deutlich erkennen, während sie im Syncerebrum innig miteinander verschmolzen erscheinen (*Fig. 10*).

Dorsalansicht des Araneiden-Zentralnervensystems (Schema)

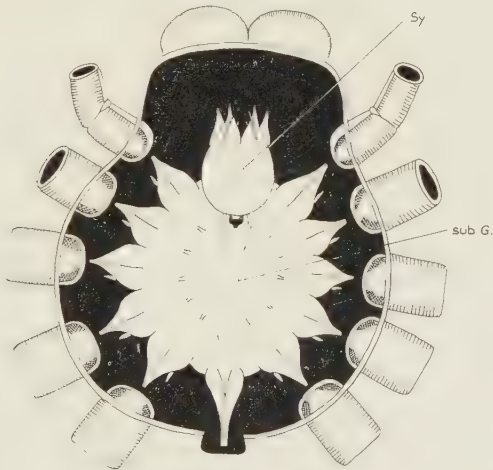


Fig. 10.

Nach Abtragung der Muskulatur, der Gefässe und des Saugmagens werden Syncerebrum (Sy) und suboesophageale Ganglien (sub. G.) sichtbar. Die abgehenden Nerven repräsentieren, vor allem im suboesophagealen Komplex, den ganglionären Aufbau des Zentralorgans.

Die Beziehung zwischen der Gliederung des ZNS und der Metamerie des Araneidenkörpers lässt sich zwar embryonal gut nachweisen; sie wird aber im Laufe der Entwicklung mehr und mehr aufgehoben. Bereits nach Beendigung der Neuroblasten-Bildung deutet die Zusammenlagerung der Neuromere im supraoesophagealen Teil auf die Bildung eines höheren Zentrums hin, das — wie sich später funktionell erweist — in gewissem Sinne als Gehirn angesprochen werden darf. Beim voll ausgebildeten Zentralorgan sind es auch bei den Araneiden, wie in anderen Tiergruppen, die einlaufenden und abgehenden Nervenstämme, die den ursprünglich segmentalen Aufbau des zentralnervösen Systems am deutlichsten repräsentieren.

Die embryonalen Segmente, Coelome und Neuromere der Araneiden werden im grossen Ganzen von den verschiedenen Autoren einheitlich taxiert. Demgegenüber ist die Nomenklatur der nervösen Zentren am voll funktionsfähigen Zentralnervensystem vieldeutig und unterschiedlich. Dies deshalb, weil je nach Autor, die Topographie, die entwicklungsgeschichtliche Herkunft oder die funktionelle Bedeutung der einzelnen Teile bei der Namensgebung als wesentliches Merkmal empfunden wurde. Wir folgen hier den Bezeichnungen wie sie von J. MILLOT im *Traité de Zoologie* Bd. VI (1949) vorgeschlagen wurden.

MIKROSKOPISCHE ANATOMIE DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

UNTERSUCHUNGSMETHODEN

Der mikroskopische Aufbau des Zentralnervensystems der Araneiden ist schon mehrfach beschrieben worden (W. SCHIMKEWITSCH 1884, G. SAINT-RÉMY 1890, N. HOLMGREN 1916, B. HANSTRÖM 1919-1954, R. LEGENDRE 1959 und H. KÜHNE 1959). Trotzdem darf die Kenntnis der Struktur der Elemente dieses nervösen Zentralorgans nicht als abgeschlossen betrachtet werden. Ausser den von R. LEGENDRE und H. KÜHNE realisierten Spezialfärbungen für neurosekretorische Zellen, sind bis anhin durchwegs die herkömmlichen histologischen Methoden der Kern- und Plasmaparstellung angewandt worden. Die Kerndifferenzierung der

Neurone gelingt mit den Färbeverfahren der Haematoxilinreihe zwar im allgemeinen recht gut, dagegen muss aber das Ergebnis der Gegenfärbung zur Faser-Darstellung mit Eosin, Benzopurpurin oder anderen sauren Farbstoffen schlechthin als unbefriedigend bezeichnet werden. Man begegnet daher überall, aus Mangel besserer Differenzierbarkeit, der Bezeichnung *Neuropilem* für den Faserteil des ZNS, der bei Spinnen immerhin mehr als $\frac{2}{3}$ des gesamten Gehirnvolumens ausmacht. Wenn nun B. HANSTRÖM dieser Linie folgend, das Neuropilem des Cerebralganglions, das er als Sitz höherer psychischer Leistungen einsetzt, mit der Charakterisierung undifferenzierte Fasermasse belegt, so hält es schwer, dies kommentarlos hinzunehmen.

S. RAMON Y CAJAL hat bei *Musca domestica* in einer Modifikation der Golgi-Methode die Stückimprägnation mit anschliessender Gefrierschnitt-Technik zur Faserdarstellung mit Erfolg durchgeführt. Der Nachteil der beträchtlichen Schnittdicke (40--70 μ), sowie der Verzicht auf geordnete, lückenlose Schnittserien hat aber die Anwendung dieses Verfahrens, mit wenigen Ausnahmen (HOLMGREN, HANSTRÖM) als nicht nachahmenswert erscheinen lassen. Die Silberimprägnation für Paraffinschnitte nach D. BODIAN ist ausserordentlich launisch und gelingt infolge der chemischen Anfälligkeit des Protargols nur in wenigen Fällen einwandfrei, sodass auch sie für ausgedehnte Vergleiche ungeeignet erscheint. P.N. WITT (1964), der seit einiger Zeit über neurophysiologische Probleme des ZNS von Spinnen arbeitet, sagt mit Recht: „There is, to our knowledge, no recent description of the anatomy and histology of *Araneus diadematus* Cl. and its variations“. An diesem Punkt einsetzend, haben wir durch die Modifikation der BODIAN'schen Imprägnationsmethodik mit Albumosesilber (s. Material und Methoden) eine Technik gefunden, die für die Darstellung der Feinstruktur der Faserelemente sehr förderlich erschien. Im Bestreben, die Anatomie und Histologie des ZNS möglichst in ihrer morphologischen Gesamtheit zu erfassen, wurden daneben zum Studium der Neurone, ihrer Kern- und Plasmastrukturen, der Glia- und Neurilemmazellen die herkömmlichen, und zur Darstellung der neurosekretorischen Zellen spezielle Färbeverfahren angewendet.

Bei der Dokumentation, vor allem der cytologischen Gegebenheiten, habe ich mich bemüht die Verhältnisse photographisch

wiederzugeben und sie ev. durch reine Schematas zu erläutern. In der bestehenden Literatur ist von dieser Möglichkeit wenig Gebrauch gemacht worden. Hingegen findet man häufig halb-schematische Zeichnungen, die oft wichtige Details untergehen lassen, verallgemeinern oder dann gedankliche Ergänzungen aufweisen, die von einer bestimmten Betrachtungsweise geprägt sind. Es folgt nun als Überblick eine kurze Beschreibung der ZNS-Elemente, die in den histologischen Präparaten der 5 untersuchten Spinnenfamilien gefunden wurden. Nach einigen Hinweisen auf typenspezifische, morphologische Fakten wird anschliessend der Versuch eines Vergleiches der morphologischen Charakteristica unternommen.

ZELLEN UND GEWEBE

Im Zentralnervensystem der Araneiden finden wir drei verschiedene Zell- und Gewebe-Typen die sowohl morphologisch als auch funktionell voneinander unterschieden werden können. Es sind dies:

- | | |
|------------------------------|------------------------------|
| 1. <i>Neurone</i> | 2. <i>Gliazellen</i> |
| a) Motoneurone | e) Spindelförmige Gliazellen |
| b) Verbindungsneurone | f) Asterocyten |
| c) Schaltneurone | g) Satellitenzellen |
| d) Neurosekretorische Zellen | h) Microgliazellen |
| 3. <i>Mesodermale Gewebe</i> | |
| i) Neurilemma | |
| k) Blut und Blutgefässe | |

NEURONE

Unter der Bezeichnung Neurone werden Nervenzellen zusammengefasst, die Impulse abgeben, leiten oder auswerten. Sie sind ectodermalen Ursprungs, aus anfänglich uniformen Neuroblasten entstanden. Ihre Lage im Araneiden-ZNS ist stets peripher indem sie eine Rinde oder Kalotte des Ganglions bilden, dem sie angehören. Ihre weitere Unterscheidung ist nicht ganz einfach. Eine speziellere Charakterisierung erscheint vor allem in Hinblick auf eine funktionelle Analyse des ZNS von grossem Interesse.

Bis in die jüngste Zeit haben sich die Bearbeiter darauf beschränkt, die nervösen Elemente des Araneiden-Zentralnervensystems ausschliesslich nach ihrer Grösse zu taxieren; so R. LEGENDRE 1959: grands-, moyens-, petits neurocytes. Der Versuch der Erweiterung der Kenntnisse in bezug auf qualitative Besonderheiten und cytoarchitektonische Verhältnisse sollte aber nach meiner Meinung gewagt werden. Zweifellos liegt in solchen Bemühungen das Risiko von Fehlbeurteilungen, aber wenn man die fast unübersteigbaren Schwierigkeiten des physiologischen, experimentell gezielten Eingriffes bedenkt (vergl. P.N. WITT 1964), so ist es der Morphologie aufgetragen ihr Feld der Untersuchung so intensiv als nur möglich zu ergänzen und zu vertiefen. In diesem Bestreben ist der nun folgende Versuch zu betrachten die Neurone in ihrer anatomisch- funktionellen Bedeutung darzustellen.

a) *Motoneurone*

Die Funktion der Motoneurone lässt sich aus ihrer Morphologie allein nicht erschliessen. Aus dem Verlauf ihrer Faserverbindungen darf aber angenommen werden, dass sie in das Ganglion gelangende efferente Impulse höherer Zentren aufnehmen und durch die abgehenden motorischen Nerven dem Erfolgssystem übermitteln.

Diese Zellen, deren Grösse zwischen 25—35 μ schwankt, treten fast ausschliesslich in den Ganglien der Cheliceren des Tritocerebrums und in der Neuronenschicht der suboesophagealen Extremitäten- und Abdominalganglien auf. Sie fehlen, mit ganz seltenen Ausnahmen (Muskulatur der Augenlinsen), im Protocerebrum.

Dem monaxonen Typ angehörend, entsenden sie ihren Neuriten meist einzeln in die Fasermasse ihres Ganglions. In der Tiefe desselben teilt sich das Axon in zwei Hauptäste auf. Währenddem der kürzere Ast sich weiter mehrfach aufspaltet und mit den Endverzweigungen der Commissuren- und Connectiv-Fasern in Verbindung tritt (*Abb. 22*), geht der zweite, meist kräftigere Ast, einen weiten Bogen im Zentrum des Ganglions beschreibend (*Spiralstruktur Abb. 6*) in den ipsilateralen oder, die Mediane des ZNS durchquerend, in den contralateralen motorischen Nerv über.

Der Zell-Leib dieser Neurone ist charakterisiert durch reichliches Vorhandensein von Cytoplasma. Durch Färbung mit gepufferten

Farblösungen basischer Anilinfarben vom Typ des Kresylvioletts wird eine Granulastruktur im Plasma sichtbar deren chemische Natur mit derjenigen der Nissl-Substanz verwandt sein dürfte. Die Kernkalotte der Abdominalganglien der netzbauenden Spinnen erhält durch die Motoneurone ihr spezifisches Gepräge. Sowohl die Anzahl der Neurone, als auch das Ausmass der motorischen Faserstränge (Spinnapparat) übertrifft in ihrer Proportion analoge Bildungen bei den vagabundierenden Spinnen bei weitem (*Abb. 7*).

b) *Verbindungsneurone*

Im Gegensatz zu den Motoneuronen sind die Verbindungsneurone in bezug auf ihre Lage im ZNS viel weniger gut charakterisierbar. Sie kommen in allen Teilen sowohl des Syncerebrums als auch des suboesophagealen Komplexes in Vielzahl vor. Ihre weite unspezifische Verbreitung scheint mit ihrer vielseitigen Aufgabe der Impuls-Vermittlung und Koordination verbunden zu sein. Auf dem engen Raum des einzelnen Ganglions jedoch, offenbaren sich diese Zellen durch morphologische und topographische Besonderheiten. Soweit Cytologie und Faserverlauf dies gestatten sind mindestens drei Typen dieser Zellen zu unterscheiden. Es sind dies sensorische, motorische und interganglionäre Verbindungsneurone.

1. *Sensorische Verbindungsneurone*

Jedes Körpersegment, dem Sinnesorgane zugeordnet sind, verfügt über einen oder mehrere afferente Nervenstränge. Die Impulse dieser sensiblen Fasern peripherer Sinneszellen werden zum Teil von den Fasern sensorischer Verbindungsneurone übernommen, und einem Schaltzentrum (s.u.) zugeleitet. Die Zahl dieser Verbindungszellen in den einzelnen Ganglien ist unterschiedlich; im allgemeinen aber nicht höher als 20. Ihre Gestalt und Anordnung, entlang den Ganglienbegrenzungen, ist recht deutlich (*Abb. 11*). Mit der Grösse von 15—20 μ besitzen sie wenig Protoplasma. Der Chromatingehalt des Kerns sowie des Redoxpotentials ihrer Fasern ist auffällig gross, sodass sich ihre Fasern von andern etwas abheben. Ihre Neurite nehmen den Weg vom Ganglion dem sie entspringen zum Schaltzentrum, oft entlang von nicht-neuralen Geweben (Gefässe, Oesophag) die das Zentralnervensystem durchziehen (vergl. *Abb. 19*).

2. *Motorische Verbindungsneurone*

Diese dürften die funktionellen Antagonisten zur eben besprochenen Neuronengruppe sein. Sie gehören dem efferenten System an und vermitteln von den Schaltzentren über kurze Strecken den motorischen Zentren unkoordinierte Impulse. Auch diese Fasern besitzen ein hohes Redoxpotential, was in einer kräftigen Ablagerung reduzierten Silbers auf den Fibrillen zutage tritt. Neben den erwähnten kurzen Axonen die mit andern Verbindungsfasern kommunizieren, treten lange Axone auf, welche die Fasermasse direkt durchqueren und vom morphologischen Standpunkt betrachtet, geeignet erscheinen, über Motoneurone einen Reflexbogen zweiter Ordnung zu bilden.

3. *Interganglionäre Verbindungsneurone*

Weitaus der grösste Teil der Neurone, der dem Bewegungssystem dienenden Metamere, steht im Dienste interganglionärer Verbindungen. Der Zell-Leib dieser Neurone besitzt bedeutende Plasmaanteile. Die Lagerung dieser 20—30 μ messenden Zellen in Reihen ist sehr augenfällig (*Abb. 8*). Ihre Axone laufen gebündelt in die Fasermasse ein (Einstrahlungspunkte nach HANSTRÖM). Dieses cytoarchitektonische Bild deutet auf die seriale Entstehung dieser Neurone und auf die Verfolgung von Pionierfasern durch Begleitfasern hin. Diese Verbindungsstrukturen beherrschen das Feld der im mittleren Teil des ZNS liegenden Fasermassen weitgehend. Auf den Verlauf dieser Faserzüge, die einerseits contralaterale Ganglien miteinander verbinden, anderseits die Impulse der Ganglien verschiedener Körperregionen aufeinander abstimmen, wird weiter unten eingegangen.

c) *Schaltneurone*

Gemäss Definition obliegt den Schaltneuronen die Aufgabe, die Richtung der einlaufenden Impulse umzuschalten, ihre „Verarbeitung“ einzuleiten oder eine unmittelbare Antwortreaktion, einen Reflex erster Ordnung, auszulösen. Glücklicherweise deuten gewisse Strukturen der Fasermasse im ZNS darauf hin, dass bestimmten Orten die erwähnte Funktion zugedacht werden kann. Als ein solcher Ort ist in erster Linie der Zentralkörper zu

betrachten. Er kommt bei allen Spinnen vor, und zeigt einen einheitlichen Aufbau der weiter unten geschildert wird. Ein beträchtlicher Teil der ihm angehörenden Neurone ist charakterisiert durch die einheitlich geringe Grösse ($10\ \mu$) und durch das reichliche Vorhandensein von Chromatinsubstanz im Zellkern. Der Cytoplasmagehalt ist stark vermindert, beinahe auf die Zellmembran beschränkt, sodass diese Zellen sozusagen nur aus Kern, Plasmamembran und Faseranteil zu bestehen scheinen (*Abb. 9*). Mit Hilfe der Silberimprägnationsmethode gelang es mir darzustellen, wie die Fasern aus der dorsalen Neuronenkalotte des Syncerebrons in den Zentralkörper einströmen (vergl. *Abb. 24*). Die brennende Frage die sich im Zusammenhang mit der Schaltung der Impulse stellt, ist natürlich die, ob der Zentralkörper die einzige Schaltstelle im Araneiden-ZNS sei. Ich glaube dies nicht. Sicher ist der Zentralkörper aber als Haupt-Schaltorgan anzusehen, in welchem Impulse aus allen Körperteilen „verarbeitet“ werden. Daneben weist aber das Vorhandensein von Zellen, die entsprechend ihrer Morphologie ebenfalls als Schaltzellen betrachtet werden müssen, die sich aber an anderen Stellen des Zentralnervensystems befinden, auf weitere Schaltstellen hin. Von dieser Art sind vereinzelt in der frontalen Neuronenschicht des Syncerebrums vorkommende Zellen, die nur über kurze Faseranteile verfügen. Gleiche Zellen kommen auch in den suboesophagealen Ganglien der Extremitäten und des Abdomens vor (vergl. *Abb. 11*). Es handelt sich dabei um Schaltzellen einfacher Bewegungsreflexe. Sie stellen eine direkte Verbindung zwischen sensiblen und motorischen Fasern her und bewirken eine rasche Impulsumkehr (z.B. beim Sich-Fallenlassen). Gegenüber einem solchen Reflexablauf ist aus der Schaltung und Übergabe von Impulsen an Verbindungs- und Koordinationsfasern im Zentralkörper eine differenzierte Leistung zu erwarten.

Eine Sonderstellung nehmen die nur bei einzelnen Spinnenfamilien vorkommenden Zellen der *Corpora pedunculata* (Globulizellen nach Hanström) ein. Sie sind ihrer Struktur nach den Schaltzellen des Zentralkörpers durchaus vergleichbar (*Abb. 10*). Ob aber ihre Funktion rein associativen Charakter hat, oder ob sie als *Sonderbildung von Schaltneuronen* zu betrachten sind, lässt sich in diesem Fall nur durch ihre Physiologie erhellen. Silberimprägnationen zeigen, dass ihr Faseranteil von den frontal

zum Teil in die *Lobi optici* eingelagerten Neuronen zentripetal verläuft und unter mehrfacher Aufzweigung in ein dichtes Fibrillennetz blind endigt.

d) *Neurosekretorische Zellen*

Dass diese Zellen unter die Neurone eingereiht werden dürfen, sei hiermit postuliert. Bis anhin ist vor allem ihre sekretorische und somit stoffwechselphysiologische Funktion in den Vordergrund gestellt worden. Diese auch morphologisch recht gut darstellbare Eigenschaft ist für diese Zellen sicher typisch. Doch lassen sich mit der Imprägnationsmethode durch Albumosesilber auch Neurofibrillen erkennen, die an einer Impuls-Leitung beteiligt sein dürften (*Abb. 12*).

Über den sekretorischen Charakter dieser Zellen liegen ausgedehnte Studien von R. LEGENDRE/M. GABE (1953-1958) und H. KÜHNE (1959) vor. Diesen Kenntnissen ist von meiner Seite nichts beizufügen. Hingegen ist auf den von einiger Autoren vermutete, von anderen vehement bestrittene Neuronencharakter dieser Zellen hinzuweisen. Es wird wohl künftig unumgänglich sein, dieser physiologischen Doppelfunktion Rechnung zu tragen. Ein weiteres wichtiges Problem, das, wie LEGENDRE ausdrücklich feststellt, weder bei Crustaceen noch bei Arachniden und Insekten genügend bearbeitet ist, ist die Ontogenese dieser Zellen. Auf deren postembryonale Entwicklung wird weiter unten eingegangen. H. KÜHNE hat das Vorkommen der neurosekretorischen Zellen bei adulten und subadulten Tegenarien, Lycosiden und Argiopiden genau lokalisiert. Unsere Untersuchungen an Ageleniden, Thomisiden und Dysderiden zeigten ergänzend, dass die Gruppierung dieser Zellen weitgehend einheitlich ist. Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine hauptplanmässig fixierte Anordnung im ZNS, die wie folgt gekennzeichnet werden kann (nach KÜHNE, verändert):

- a) aborale protocerebrale Gruppen
- b) orale protocerebrale Gruppen
- c) laterale protocerebrale Gruppen
- d) chelicerale Gruppen
- e) Zellgruppen der Extremitätenganglien
- f) Zellgruppen der Abdominalganglien

Die Morphologie dieser Zellen lässt sich in knappster Form auf folgende Merkmale festlegen:

1. Die Zellgrösse liegt je nach der Sekretionsphase in der sich die Zellen befinden zwischen 35—50 μ (*Abb. 12*).
2. Der Zellkern weist eine deutliche Membran, an diese angelagertes Chromatin und einen randständigen Nucleolus („Zierring“) auf (*Abb. 13*).
3. Das Neurosekret, das im Cytoplasma gebildet wird, lässt sich durch spezifische Färbemethoden (s. Material und Methoden) darstellen.

Lage der neurosekretorischen Zellen im Araneiden-Zentralnervensystem



Fig. 11.

im Protocerebrum

orale Gruppen
laterale Gruppen
aborale Gruppen



Fig. 12.

in den suboesophagealen Ganglien

Zellgruppen in den Extremitäten-
und Abdominalganglien

GLIAZELLEN

Diese nicht-nervösen Elemente des Araneiden ZNS wurden erstmals von R. LEGENDRE (1959) beschrieben. Die Darstellung dieser Zellen, die der Autor von *Tegenaria derhami* gibt, stimmt weitgehend mit den Sachverhalten überein, die wir auch bei Dysderiden, Lycosiden, Thomisiden, Argiopiden und anderen Ageleniden vorgefunden haben. Meine Befunde sollen daher in Kürze nur das bestätigen, was LEGENDRE bereits nachgewiesen hat.

Eine Abweichung die Asterocyten betreffend, habe ich bei *Agelena labyrinthica* angetroffen.

e) *Spindelförmige Gliazellen*

Diese Zellen (*éléments fusiformes* nach LEGENDRE) kontrastieren in Form und innerer Struktur, sowie durch ihre Lage ganz erheblich von den Neuronen. Eingelagert in die Faserstränge der Gliedmassen-Nerven treten sie vor allem ausserhalb deren Wurzeln sehr zahlreich auf, zerstreuen sich dann mehr und mehr in distaler Richtung. Ihre Spindelform ist sehr markant, ebenso die Armut des Kerns an Chromatinsubstanz. Als weiteres Merkmal erscheint die massive Ausprägung der Kernmembran recht deutlich (*Abb. 14*).

f) *Asterocyten*

Die nutritive Funktion dieser Zellen wird sowohl aus deren Struktur als auch aus deren Lage recht deutlich. Sie treten vor allem im dorsalen Perilemma der sich mächtig ausbreitenden Fasermasse der suboesophagealen Ganglien auf. R. LEGENDRE hat diese Zellen als nicht sehr plasmareich mit geschweiften Fortsätzen gezeichnet. Aus seiner Darstellung und Beschreibung geht nicht hervor, ob er fibrilläre Strukturen (Gliafibrillen) gesehen hat. In meinen Präparaten ist ihr reichlicher Cytoplasmaanteil kräftig granuliert und läuft eher strahlenförmig aus. An den Enden dieser Fortsätze treten Satellitenzellen (g) mit wenig Cytoplasma auf. Es ist anzunehmen, dass diese eine Verteilungsfunktion, der von den Asterocyten gebildeten Stoffwechselprodukte, innehaben (*Abb. 15/16*). Fibrillärstrukturen, wie sie B. SCHARRER in Gliazellen bei *Periplaneta* nachgewiesen hat, lassen sich nach der Gomori-Färbung zwar vermuten, sind aber nach der Silberimprägnationsmethode nicht nachweisbar.

h) *Mikrogliazellen*

Sowohl ihrer Struktur nach, als auch entsprechend ihrer Anordnung im ZNS, sind die Mikrogliazellen verwandt mit den spindelförmigen Gliazellen der grossen Faserzüge. Ihr Sitz, oft inmitten der zentralen Fasermasse, abseits jeglicher anderer Zellkörper, erscheint zunächst etwas sonderbar. Wenn man aber die histologischen Schnitte auf verschiedenen Höhen miteinander vergleicht, wird man gewahr, wie da und dort, entlang Faserzügen,

Blutgefäßen oder Neurilemmawänden solche Zellen in die Faser-masse einwandern (vergl. Abb. 19). Mikrogliazellen scheinen dem-nach nichts anderes zu sein, als eine Form von spindelförmigen Gliazellen, die ihren Weg nicht wie die oben erwähnten, distal der Faserzüge, sondern proximal, deren Wurzeln überschreitend ins Neuropilem hinein, genommen haben und ihre trophische Funktion im Innern der Fasermasse ausüben (*Abb. 17*).

i) *Neurilemma*

Epitheliale Zellen mesodermalen Ursprungs bilden Hüllgewebe, die das Araneiden-ZNS als Ganzes und einzelne Teile davon partiell umgeben. Das Perilemma bedeckt das gesamte Zentral-nervensystem. Es ist ein ein- bis mehrschichtiges Gewebe. Über seine physiologische Bedeutung als Stoffwechsel-Barriere und seine Beziehung zu benachbarten Geweben liegen Untersuchungen an verschiedenen anderen Arthropoden vor. Eine zusätzliche, eigene ZNS-tropische Aktivität wird vor allem den dorsalen Bezirken dieses Gewebes zugeschrieben (J. STEAPOE und F. DORNESCO, 1935). Es ist kaum anzunehmen, dass die Funktionen dieses Epithels bei Spinnen grundsätzlich andere sind als bei Insekten (vergl. Abb. 15).

Anders verhält es sich mit den häutigen Geweben, die man als Neurallamellen bezeichnet. Diese interganglionären Epithelien sind stets einschichtig. Ihre morphologische Bedeutung darf zunächst als ontogenetischer Hinweis genommen werden. Denn sie bilden im kompakten Komplex des Zentralnervensystems die Grenzen einzelner, embryonal unabhängig voneinander ent-standener Ganglien, die im Laufe der Entwicklung fusioniert haben (*Abb. 18*). Im Gegensatz zum Perilemma-Epithel treten diese Epithel-Zellen ins Innere des Zentralnervensystems ein. Das Hautgebilde aber, das sie darstellen, wird an zahlreichen Stellen von Faserzügen durchbrochen. Der Scheidung zentraler Faser-massen wohnt daher kaum eine physiologische Funktion inne. Hingegen dürften die Neurallamellen als physiologisch-chemische Barrieren in der zellulären Ganglienrinde, neben der ontogene-tischer, auch eine funktionelle Bedeutung besitzen.

k) *Blutgefäße und Blutzellen*

Neben dem Neurilemma treten an mesodermalen Bildungen im ZNS reichlich Blutgefäße mit Wandung auf. Speziell mit der

Haematoxylin—Phloxin—Färbemethode lassen sich sowohl die geformten als auch die ungeformten Bestandteile des Blutes die das Nervengewebe umspülen, recht gut erkennen. Wenn man die gut ausgebildete Blutversorgung betrachtet und bedenkt, dass dieses nutritive System durch Gliaelemente und neurosekretorische Zellen reichlich unterstützt wird, so erscheint es nicht verwunderlich, dass dieser Ort hoher physiologischer Aktivität, auch eine beträchtliche physiologische Leistung zu vollbringen im Stande ist.

DAS NEUROPILEM

Aufbau und Struktur des Neuropilems wurde bis anhin wegen der Schwierigkeit der histologischen Darstellung nur wenig untersucht. Die meisten Autoren beschränkten sich darauf, die mit den üblichen Färbeverfahren nur zart tingierende Fasermasse in Bezirke einzuteilen, und diese gewissen Ganglien zuzuordnen.

In der vorliegenden Studie habe ich mich bemüht die Feinstruktur der Fasermasse darzustellen und soweit wie möglich zu vergleichen. Darüber hinaus aber wurde auch der Versuch unternommen, interganglionäre Verbindungen zu verfolgen um auf Grund anatomischer Fakten eine Vorstellung über mögliche funktionelle Zusammenhänge im Sinne der Gesamtleistung des Zentralnervensystems zu gewinnen. Die Bezirke der einzelnen Ganglien lassen sich in der Neuronenkalotte recht gut anhand der Neurallamellen (vergl. Abb. 18) umreißen. Bei der Fasermasse ist dies bedeutend schwieriger. Dies Bestreben hat auch nicht allzuviel Bedeutung, da, wie ich unten zeigen werde, oft mehr als die Hälfte der Fasern einiger Ganglien sich aus den impulsleitenden Elementen anderer Zentren rekrutieren, und das betreffende Ganglion ev. überhaupt nur im Transit durchqueren. Eine strikte quantitative Abgrenzbarkeit des Faseranteils eines Ganglion scheint mir im jetzigen Zeitpunkt auch wegen mangelnder Kenntnis der physiologischen Feldwirkung ihrer Elemente noch recht problematisch. Bei solcher Betrachtungsweise dürften gewisse, als undifferenzierte Fasermasse (HANSTRÖM) bezeichnete Bezirke, die rein lagemässig nicht eindeutig diesem oder jenem Ganglion zugeordnet werden können, ganz besondere Bedeutung gewinnen. Sie offenbaren sich in ihrer Feinstruktur als Stellen der Koordination von Fasern aus den verschiedensten Ganglien des

ZNS, und könnten sich unter Umständen physiologisch als Orte höchster Integration herausstellen.

Selbstverständlich darf die schwer abgrenzbare eigene nervöse Wertigkeit, die dem Faseranteil der einzelnen Ganglien zukommt, nicht ignoriert werden. Sie steht vor allem in der Betätigung der Reflexe (s. unten) sowie auch im Ablauf gewisser Automatismen z.B. beim Netzbau. Aber auch die Modifizierung der einlaufenden Impulse sowie die Rekrutierung zu motorischen Leistungen innerhalb des partiellen, innervierten Körperbereiches dürfte im zugehörigen Ganglion vor sich gehen.

Ich möchte im Folgenden — eingedenk der Gefahr der Fehlinterpretation mangels physiologischer Beweise — den Versuch unternehmen, einige der interganglionären Verbindungen, die sich aus dem morphologischen Bild ergeben aufzuzeigen, und anschließend auf ZNS-Teile und Ganglien eingehen, deren Feinstrukturen zum Vergleiche locken. Dabei ergibt sich folgende Gliederung des Stoffes:

I. VERSCHIEDENE FASERSYSTEME

1. *Verbindungen des Bewegungsapparates*
 - a) afferentes und efferentes System
 - b) Koordinationssystem
2. *Schalt- und Koordinationszentren*
 - c) der Zentralkörper
 - d) das Cerebral-Ganglion
3. *Zentren mit spezifischen Strukturen*
 - e) optische Ganglien
 - f) motorische Ganglien
 - g) Ganglien der *Cauda equina*
4. *Das stomatogastrische System*
 Neuro-endokrines Systems im ZNS
 Verbindungen mit den retrocerebralen Hormon-Speichern

II. ANATOMISCH-FUNKTIONELLE EIGENSCHAFTEN DER FASERN

- A) *afferente Fasern* führen sensorische Impulse aus den einzelnen Ganglien den Schaltzentren zu.
- B) *efferente Fasern* führen motorische Impulse, von den Schaltzentren ausgehend, den motorischen Ganglien zu.

- C) *Fasern der Schaltzellen* stellen das Zwischenglied dar, das das afferente und das efferente System miteinander verbindet.
- C) *Fasern der Corpora pedunculata* bauen die nur bei vagabundären Spinnen vorkommende, funktionell umstrittene Faserstruktur der *Corpora pedunculata*, auf.

Verbindungen des Bewegungsapparates

Das Fasersystem des Bewegungsapparates nimmt funktionsgemäss seinen Ursprung in den entsprechenden Zentren des Tritocerebrums und des suboesophagealen Ganglienkomplexes. Generell lassen sich distal des ZNS je Segment drei grosse Nervenstränge erkennen, die ins Innere der Fasermasse eindringen und deren Verlauf recht gut verfolgt werden kann.

Die afferenten, von peripheren Sinneszellen stammenden Fasern, werden im Innern der Ganglien von Fasern spezieller Verbindungsneurone abgelöst. Der Verlauf der letzteren entlang von Gefässen und Neurilemmawänden lässt sich recht gut erkennen. Es handelt sich hierbei immer um relativ faserarme, zum Teil nur aus 5—12 Fasern bestehende Stränge, die segmental von einzelnen Segmenten aufsteigend, sich dorsal zu einem Hauptstrang vereinigen, der dann zum Zentralkörper (*Abb. 19*). Das cytologische Bild der Neuronenkalotte lässt aber ausserdem darauf schliessen, dass eintretende Impulse direkt von Schaltneuronen im gleichen Ganglion aufgefangen und beantwortet werden. Diese reflektorische Reizbeantwortung kann je nach der erfolgten Summation und Bahnung bei Laufspinnen zu einer Fluchtreaktion, bei Netzspinnen zum reflexartigen Sich-Fallenlassen, führen.

Im Falle differenzierter Reizverarbeitung und Reizbeantwortung werden, wie oben erwähnt, die Impulse dem Zentralkörper zugeleitet. Hier tritt die Schaltung (auch Abschwächung oder Verstärkung) und Umkehr der Impulse ein. In faserreichen Strängen verlassen Verbindungsfasern die mediane Öffnung des Zentralkörpers und streben dem mittleren Teil des Protocerebrums zu, wo sie nun zu efferenten Impulsträgern geworden, ihren Ausgangspunkt haben (*Fig. 13*).

Das efferente System ist geprägt durch das Vorhandensein eines reichen Fasernetzes, das aus seiner Struktur zu schliessen, einen ausserordentlich hohen Grad der Koordination der Bewegungszentren gestatten dürfte. Querverlaufende Konnective ver-

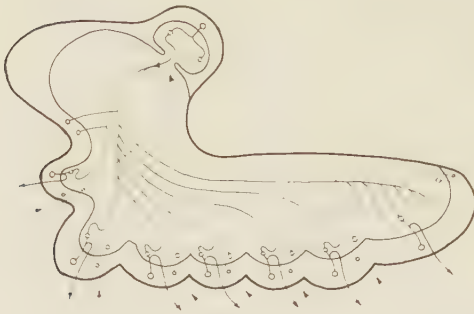
Afferente und efferente Verbindungen des Bewegungsapparates (Schema)

Fig. 13.

unterbrochene Linie:

afferentes System

ausgezogene Linie:

efferentes System

Schaltung im Zentralkörper

binden contralaterale Ganglien, longitudinal verlaufende Faserzüge stellen den intersegmentalen Kontakt der einzelnen Ganglien untereinander her (Fig. 14). Dabei zeigt das Faserbild, dass diese Koordination sowohl von der zentralen Stelle des Cerebralganglions (s.u.) als auch von den Verbindungszellen der Bewegungszentren selbst, geleistet wird.

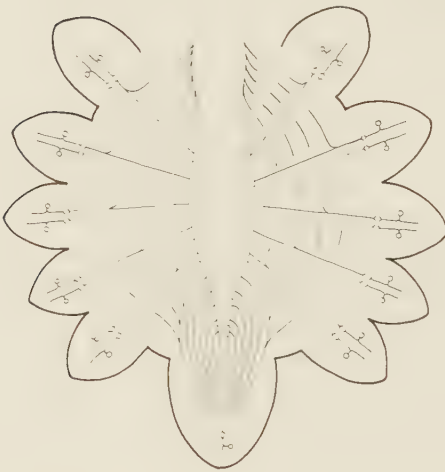
Koordinationssystem des Bewegungsapparates (Schema)

Fig. 14.

unterbrochene Linie:

contralaterale Kommissuren

ausgezogene Linie:

interganglionäre Konnektive

Wie beträchtlich das Ausmass dieses Koordinationssystems ist kann aus Abb. 20 und Abb. 21 ersehen werden, wo auf dem horizontalen Plan zahlreiche Querkommissuren contralaterale Ganglien miteinander verbinden und anderseits in der Horizontalebene nicht

weniger als 8 voneinander abgesetzte übereinanderliegende Faserzüge den interganglionären Kontakt garantieren. Die Verbindungsfasern aller Kategorien enden in den Ganglien ihrer Bestimmung, wo sie sich in fibrilläre Endbäumchen aufzweigen (*Abb. 22*). Ihre Feinstruktur ist sehr unterschiedlich. Neben sehr zarten, beinahe aus Einzelfibrillen bestehenden Elementen, kommen ausserordentlich kräftige fibrillenreiche Fasern vor.

Der Zentralkörper

Im Allgemeinen nimmt bei den Arthropoden der Zentralkörper, wie der Name sagt, eine zentrale Lage in der Fasermasse des Protocerebrums ein. Bei den Araneiden finden wir Verhältnisse vor, die beträchtlich von dieser Norm abweichen.

Das entsprechend seiner Homologie als Archicerebrum zu bezeichnende unpaare Organ liegt hier am caudalen Ende der supraoesophagealen Partie des Zentralnervensystems. Durch seine auffallend dichte Faserstruktur und seine Lage im hinteren Protocerebrum über den Beinganglien, beansprucht dieser ZNS-Teil schon im Aspekt eine besonders auffallende Stellung im gesamten Zentralnervensystem.

Ganz anders als z.B. bei Insekten, wo der Zentralkörper zwischen protodeuto- und intercerebralen Faserbildungen beinahe untergeht, lassen sich bei Spinnen die afferenten und efferenten Commissuren, die mit diesem Zentrum in Verbindung stehen, recht gut erkennen. Auch sind in unserem Falle die dem Zentralkörper zugehörigen Neurone ohne weiteres feststellbar, während dies bei anderen Arthropoden schwieriger erscheint.

Wie aus dem Schema des Bewegungsapparates entnommen werden kann, haben wir dem Zentralkörper die Verarbeitung eintreffender Impulse zugeordnet. Die *Abb. 23* macht deutlich, wie aus verschiedenen ZNS-Partien herführende Verbindungsfasern ungekreuzt in den Zentralkörper einmünden. Andererseits verlassen mächtige Stränge, gekreuzt, die Mediane des Zentralkörpers und streben dem Cerebralganglion zu.

Die Detailaufnahme (*Abb. 24*) zeigt, wie die Neurite aus der zugehörigen Neuronenkalotte proximal in den Faserhalbmond eindringen. Durch die Färbung hervorgehobene dunkle Punkte (reduziertes Silber) dürften Orte erhöhter Stoffwechselleistung

(Redoxpotential) darstellen und mit der synaptischen Verbindung des afferenten/efferenten Systems in Zusammenhang stehen.

Nach dem morphologischen Sachverhalt zu urteilen, käme somit dem Zentralkörper die Funktion einer Schaltstelle sensorischer und motorischer Impulse zu. Der physiologische Nachweis dieser Eigenschaft ist aber noch nicht erbracht, sodass diese Charakterisierung vorläufig nur als Hypothese zu gelten hat.

Das Cerebral-Ganglion

(Undifferenzierte Fasermasse des Protocerebrums nach Hanström).

Die beim Zentralkörper gemachte Feststellung, die ausstehenden experimentellen physiologischen Beweise betreffend, gilt auch für das Cerebral-Ganglion, das ein Homologon zum Antennenganglion der antennentragenden Arthropoden darstellt. Selbst wenn morphologische Befunde der Faserverbindungen dieses Nervenzentrums, das vom peripheren Nervensystem direkt weder Afferenzen noch Efferenzen enthält, die Bezeichnung Cerebral- oder Cerebroid-Ganglion rechtfertigen mögen, so bedarf es dennoch früher oder später der funktionellen Bestätigung dieser Annahme.

Wie sieht nun dieses, dem Deutocerebrum der antennaten Gliedertiere entsprechende Ganglion bei den Spinnen aus? Ausschlaggebend sind auch hier, wie im Falle des Zentralkörpers, die Faserverbindungen. Und da finden wir, dass dieses Ganglion einzelne und gebündelte Fasern aus dem Zentralkörper und Protocerebrum aufnimmt, daneben aber durch Verbindungsfasern des efferenten Systems mit allen übrigen Teilen des ZNS in Beziehung steht. *Abb. 20* zeigt, wie in einer Sternfigur Verbindungsfasern in verschiedener Richtung das Cerebralganglion verlassen und ihrem Bestimmungsort zustreben. Offenbar ist das Cerebralganglion eine Koordinationsstelle, in der die im Zentralkörper geschalteten und in den protocerebralen Zentren modifizierten Impulse koordiniert, ausgerichtet und den efferenten Systemen im Dienst einer sinnvollen Reizbeantwortung vermittelt werden. Dass dem Cerebralganglion, entsprechend der ihm zugehörenden Neuronenkalotte (vergl. *Abb. 8*) auch quantitativ ein beachtlicher Anteil der nervösen Arbeit in der Gesamtleistung des ZNS zukommt, ist in Anbetracht seines Faserreichtums verständlich.

DIE OPTISCHEN GANGLIEN

Die Sehganglien sind die einzigen Teile des Araneiden-Zentralnervensystems, über welche vergleichende Beschreibungen vorliegen (G. SAINT-RÉMY 1890, B. HANSTRÖM 1921). Die von diesen Autoren angewandten Untersuchungsmethoden lieferten aber, wie schon am Anfang dieses Kapitels festgestellt wurde, Ergebnisse, die nicht in jeder Hinsicht befriedigen. Ich werde daher auf die wesentlichen Sachverhalte noch einmal kurz eingehen, sie illustrieren und vor allem vorhandene Lücken zu schliessen versuchen.

Als Ausgangspunkt der Betrachtung eignen sich die Verhältnisse wie sie bei den Lycosiden vorliegen am besten. Bei diesem Spinnen-Typus sind die verschiedenen Aufbauelemente der Sehzentren in ihrer morphologischen Struktur klar bestimmbar. Zudem nehmen die Wolfspinnen zwischen den in ihrer optischen Leistung hochspezialisierten Springspinnen und den weniger gut sehenden Netzspinnen eine Mittelstellung ein, was ihre Betrachtung als Vergleichsgrundlage ebenfalls sinnvoll erscheinen lässt.

Schon äusserlich fallen die paarig angelegten *Lobi optici* der Lycosiden als mächtige, kegelförmige Auswüchse des frontalen Protocerebrums auf. Bis zum ersten Drittel sind die durch Perilemma voneinander getrennt, um sich dann im Innern mit ihrer Faserstruktur, der vorderen Brücke, zu vereinigen.

Die Nerven-Bahnen der zwei mal drei convertierten Augen münden zu einem Paar kräftiger Sehnerven vereinigt auf mittlerer Höhe in die *Lobi optici* ein. Die viel feineren Sehnerven der zwei invertierten Augen erreichen das ZNS median etwas oberhalb der *Lobi optici*. (Die unterschiedliche Entstehungsgeschichte und Struktur der letztgenannten Augen von den untereinander aufbaumässig gleichartigen convertierten Augen hat, wie wir sehen werden, auch in ihrer zentralnervösen Organisation eine Entsprechung. Es empfiehlt sich daher, die beiden Augentypen und ihre Zentren generell auseinanderzuhalten).

Die erste mikroskopische Struktur die innerhalb des *Lobus opticus* gebildet wird ist die *Lamina ganglionaris*. Sie ist bei den Lycosiden dreiteilig. (Jedem convertierten Auge kommt eine gesonderte Bildung zu). Die *Lamina ganglionaris* wird von den Retinafasern aufgebaut und stellt eine Schicht stäbchenförmig verdickter Einzelfasern dar. Die Anordnung dieser Stäbchen ist

die Vergrößerung ihres Durchmessers gemäss derart, dass sie sich bäumchenartig auffalten (*Abb. 26*). Dieser ersten ganglionären Struktur gliedern sich nun Elemente an, die dem ZNS im engeren Sinne eigen sind. Die vordere Fibrillärmasse wird gebildet von Fasern, die median gelegenen Neuronen entspringen und die *Lamina ganglionaris* mit der *Lamina glomerularis* verbinden. Wie aus der schematischen Darstellung (*Fig. 15*) ersichtlich ist, bildet bei den Lycosiden jede Lamina eine eigene vordere Fibrillärmasse. Die *Lamina glomerularis* präsentiert sich im Sagittalschnitt als ein Agglomerat von Knäueln, in welchem das Fibrillengeflecht netzartig aufquillt. In der Transversalebene erscheinen kräftige fibrilläre Strukturen, die von lateralen und medianen Neuronen gebildet werden. Diese verlassen in einer mächtigen hinteren Fibrillärmasse die *Lamina glomerularis*, um mit dem Cerebralganglion, dem Zentralkörper und der *Corpora pedunculata* in Verbindung zu treten. Recht imposant sind bei Lycosiden die Konnektive im protocerebralen Teil des ZNS. Eine vordere Brücke ist unmittelbar hinter den *Lobi optici* gelegen, eine hintere Brücke lässt sich dorsal unmittelbar dem Zentralkörper vorgelagert, erkennen. Wie aus *Abb. 27* ersichtlich ist, erscheint die vordere Brücke als ein doppelter Faserzug. Dies, weil sie, wie sich durch genaue Beobachtung der Faserstruktur zeigt, sowohl Elemente der Sehganglien als auch der *Corpora pedunculata* enthält. (Die Ausbildung der vorderen Brücke ist besonders wichtig, da sie, wie ich unten zeigen werde, je nach Spinnentyp stark variiert).

Die hintere Brücke steht sicher ausschliesslich im Dienste des Gesichtssinnes. Ihre Fasern stammen aus der *Lamina ganglionaris* und stehen mit Schalt- und Verbindungszellen des Zentralkörpers und des Cerebralganglions in Verbindung.

In der Struktur der Sehganglion der Thomisiden, die ebenfalls zu den vagabundären Raubspinnen gehören, ist gegenüber der Lycosiden ein deutlicher Unterschied zu erkennen. Dieser kann in seinem Hauptcharakter als Vereinfachung taxiert werden. Die *Lamina ganglionaris* wird nicht mehr von drei deutlich voneinander abgesetzten (drei Augen entsprechenden) Einzelteilen gebildet, sondern stellt eine einzige zusammenhängende Formation dar. Auch die vordere Fibrillärmasse ist nicht mehr dreigeteilt, sondern kompakt. Die *Lamina glomerularis* besteht aus einer grossen halbmondförmigen Schicht, die keine weitere Unter-

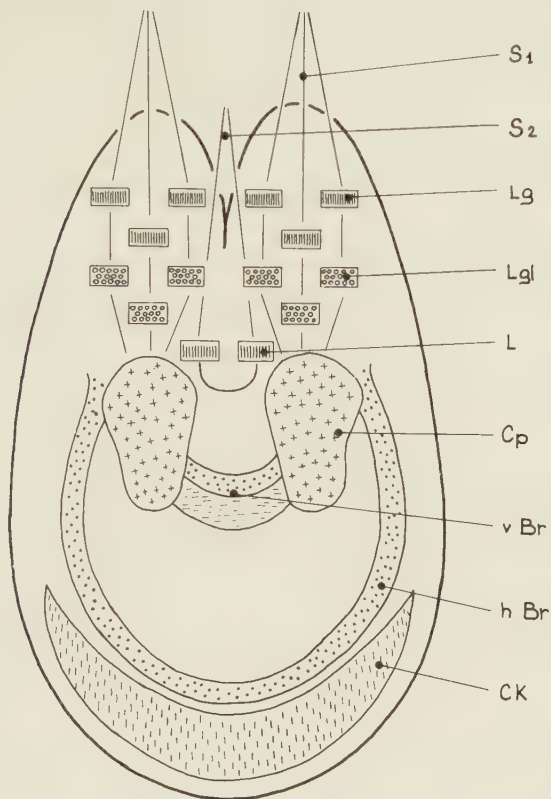
Die Funktionszentren in der Fasermasse des Lycosiden-Protocerebrums (Schema)

Fig. 15.

- S₁ Sehnerv der convertierten Augen
 S₂ Sehnerv der invertierten Augen
 Lg *Lamina ganglionaris* der convertierten Augen
 Lgl *Lamina glomerularis* der convertierten Augen
 L Sehzentrum der invertierten Augen
 Cp *Corpora pedunculata*
 vBr vordere Brücke
 hBr hintere Brücke
 CK Zentralkörper

teilung mehr erlaubt. Die übrigen Teile des protocerebralen optischen Bezirkes sind mit denjenigen der Lycosiden identisch.

Wie im zweiten Teil dieser Arbeit nachgewiesen wurde, tritt bei Argiopiden der Gesichtssinn zugunsten des taktilen Sinnes merklich in den Hintergrund. Die Verminderung des Sehvermögens ist allerdings nicht so beträchtlich wie das oft angenommen wird.

Auch gestaltet sich der Aufbau der Sehganglien nicht so primitiv, wie dies HANSTRÖM (1921) beschrieben hat, indem er aussagt: *Epeira* habe nur eine einzige einfache zentralnervöse Struktur im Dienste des Gesichtssinnes (1. Sehmasse = *Lamina glomerularis*) und dies in einer Zeichnung darstellt.

Transversale Schnitte unserer Serien durch das ZNS zeigen, dass als Zentren convertierter Augen sowohl eine dreigeteilte *Lamina ganglionaris* (Abb. 29) als auch eine *Lamina glomerularis* (vergl. Abb. 26) ausgebildet ist. Allerdings liegen diese beiden Strukturen nicht, wie bei *Lycosa* und *Xysticus* hintereinander, sondern untereinander. Beide Bildungen weichen zudem in ihrem Aufbau etwas vom Lycosiden- bzw. Thomisiden-Typus ab. Die Ganglionaris besteht nicht aus gerichteten, zu Stäbchen verdickten Faserenden, sondern stellt einen Knäuel kräftiger und feiner Fibrillen dar. Die Glomerularis ist locker, beinahe flockig (vergl. Abb. 28). Neben diesen Formationen der convertierten Augen sind ferner separate Zentren für die invertierten Augen vorhanden. Sie liegen in die obere Neuronenkalotte eingebettet und sind ihrer Struktur nach als glomerulär zu taxieren (Abb. 30). Da die *Corpora pedunculata* fehlen, ist die vordere Brücke nur einfach, und, was die Fasermenge betrifft, bedeutend reduziert. Demgegenüber ist die hintere Brücke in voller Ausdehnung, genau wie bei den vagabundären Typen, vorhanden.

Nach HANSTRÖM stehen die Ageleniden in Bezug auf die optischen Ganglien den Dysderiden nahe. Hauptargument für diese Annahme ist für den Autor das Fehlen der vorderen Brücke bei diesen beiden Familien. Nach meinen eigenen Beobachtungen, die ich durch Beispiele an *Agelena labyrinthica* und *Dysdera crocata* belegen möchte, dürften gegenüber dieser Feststellung HANSTRÖMS doch Vorbehalte eingeräumt werden. Abb. 33 zeigt an einem Präparat von *A. labyrinthica*, das Vorhandensein einer deutlich abgrenzbaren, wenn auch nicht sehr umfangreichen vorderen Brücke. Auf weitere wesentliche Unterschiede wird noch eingegangen.

In bezug auf die *Lamina ganglionaris* lässt sich eine Parallelerscheinung zu der bei Thomisiden gegenüber Lycosiden gemachten Feststellung erkennen.

Auch hier verschmilzt diese erste ganglionäre Struktur, aus einem Knäuel kräftiger und feiner Elemente bestehend, zu einer

zusammenhängenden Schicht und lässt die Fasern der Fibrillärmasse in gemeinsamen Strang weiterziehen. Sie stellt somit Ähnlichkeit und Vereinfachung des bei Argiopiden vorgefundenen Bautypus dar. Der Vergleich lässt sich für die *Lamina glomerularis* fortsetzen. Auch sie zeigt eine weitaus einfachere Struktur die zu einer kompakten Einheit verschmolzen ist, und mit ihren caudalen Ausläufern eine faserreiche hintere Brücke bildet (Abb. 34).

An dieser Stelle darf vielleicht als ergänzende Abrundung auf die Argiopiden-Agelenidenverwandtschaft in bezug auf die taktilen Sinnesorgane hingewiesen werden. Im II. Teil wurde ja zu zeigen versucht, dass sich wichtige Lebensfunktionen dieser beiden Spinnentypen, wie Beutefang, Balz u.a. auf dem Schwingung und Spannung übertragenden Netz abspielen.

Auch was die Dysderiden anbetrifft, müssen die Erkenntnisse HANSTRÖMS diskutiert werden. Er hat *Segestria senoculata* untersucht und kommt unter *Dysderidae* zu folgendem Schluss: „Die Sehganglienzellen der Dysderiden weichen weder in Grösse noch in Färbbarkeit von den übrigen Ganglienzellen ab, und auch die Sehmasse (= *Lamina ganglionaris/glomerularis*), welche sonst von dem übrigen Neuropilem abzuweichen pflegt, zeigt gar keine besondere, dichtere Struktur als das Neuropilem“.

Nach Abb. 28 lässt aber *Dysdera crocata* ohne Mühe eine Struktur erkennen, die eine *Lamina ganglionaris* vom vereinfachten Typ darstellt.

Das Zentralnervensystem der Dysderiden besitzt zweifellos Besonderheiten. Soweit stimmen meine Ergebnisse mit Hanströms Ansichten überein. Diese bestehen aber, wie ich im nächsten Kapitel erläutern werde, nicht nur im Fehlen, sondern auch im Vorhandensein besonderer Strukturen. Über die Ganglien der invertierten Augen kann zusammenfassend folgendes festgehalten werden. Diese Sehzentren weisen bei den in dieser Studie untersuchten Spinnenfamilien einen weniger differenzierten Bau auf, als die convertierten. Sie bestehen aus einer Struktur, die mit dem einfachen Typus der *Lamina ganglionaris* funktionell zwar verglichen, ihr aber nicht ohne weiteres gleichgesetzt werden darf, da eine zweite ihr angegliederte Bildung (*Lamina glomerularis*) in jedem Fall fehlt. Bei genauer Beobachtung lässt sich erkennen,

dass je nach Typus Unterschiede im Feinbau auftreten, auf die einzugehen vor allem im Vergleich mit der Untersuchung der physiologischen Leistung des zugehörigen dioptrischen Apparates sinnvoll erschiene. Die Bearbeitung dieser Fragestellung liegt aber bei Spinnen noch sehr im Argen. Einige Autoren (z.B. F. PAPI, 1957) billigen Spinnen (Lycosiden) auf Grund ihrer Physiologie, mit Sicherheit das Vermögen zu, die Schwingungsebene polarisierten Lichtes analysieren zu können, währenddem andere Autoren dieser Ansicht widersprechen. Zweifellos könnte in solchen Fällen die Morphologie nützliche Ergänzungen liefern. Dies kann ganz grob schon daran erkannt werden, dass den nächtlich auf Raub ausgehenden Dysderiden, die möglicherweise auf polarisiertes Licht ansprechenden invertierten Augen und die zugehörigen ZNS-Zentren, gänzlich fehlen.

MOTORISCHE GANGLIEN

Ganz im Gegensatz zu den Ganglien des Protocerebrums weisen die Zentren des Bewegungsapparates einen weitgehend einheitlichen Bau auf. Äusserlich von der Form eines flachen Zylinders, steht ihre Grösse stets in direkter Relation zum Ausmass des Körpergliedes dem sie zugeordnet sind. Geringe Abweichungen im Aufbau gegenüber 8-fach vorhandenen Gehbeinganglien sind bei den Zentren der Cheliceren und Pedipalpen anzutreffen. Währenddem die ersteren mittels einem speziellen, gut sichtbaren Nerven, die Sekretion der Giftdrüse zu betätigen vermögen, sind die Pedipalpenganglien mit einem besonders reichlichen Empfang von Afferenzen ausgestattet. Diese stehen im Zusammenhang mit dem Begattungsmodus und der Innervation der Gnathocoxen.

Wie schon im Problembereich des zentralen Bewegungsapparates besprochen, sind die Ganglien der Gehbeine reichlich miteinander koordiniert. Im einzelnen Ganglion selbst ist die Abstimmung zur Betätigung der einzelnen Muskelbündel im Spiel der Antagonisten durch ein dichtes Netz von Fasern gewährleistet. In spiraligem Verlauf ordnen sich die Fasern, um den motorischen Erregungsleitern ihre Impulse weiterzugeben (vergl. Abb. 6). Diese gruppieren sich schon innerhalb des Ganglions zu Faserbündeln, um dann das motorische Zentrum als kompakte Nervenstränge distal zu verlassen.

GANGLIEN DER CAUDA EQUINA

Die die verschiedenen Organe des Opistosomas innervierenden Nerven und Nervenzentren zeigen wiederum eine reichere Differenzierung, als die Ganglien des Gehapparates. Die Unterschiede sind zwar, wie sich in dieser ersten summarischen Untersuchung zeigte, eher quantitativer als qualitativer Natur.

Da es sich um den am meisten zusammengedrängten Teil des ZNS handelt, ist hier die Begrenzung der einzelnen Ganglien äusserst schwierig. Doch verdient auch diese ZNS-Partie, wie schon die Cytologie zeigte, Beachtung. Ihre morphologische Unterteilung kann nach verschiedenen Kriterien versucht werden. Einmal liefern die segmental, dorsoventral verlaufenden Äste des Blutgefäss-Systems Anhaltspunkte; zum andern lassen aber auch die Querkonnektive und die paarig abgehenden Nervenstränge gewisse Schlüsse zu. Jedenfalls stimmt eine auf diesen Grundlagen stehende Anordnung mit den ontogenetisch erwiesenen Neuromerenverhältnissen überein.

Die Kenntnisse des peripheren Nervensystems der Araneiden sind aber, speziell was das Opistosoma angeht, sehr dürftig, sodass an direkte Aussagen über die Innervationsgebiete der einzelnen Ganglien der *Cauda equina* vorerst kaum gedacht werden kann¹.

Die vergleichende Morphologie der abdominalen Ganglien lässt aber zwei Sachverhalte erkennen, die hier festgehalten werden sollen: erstens Araneiden, Ageleniden und Dysderiden verfügen über ein reichliches fibrilläres Zwischengewebe innerhalb der einzelnen Ganglien, dieses ist bei Lycosiden und Thomisiden nur spärlich vorhanden (*Abb. 31/32*). Nach allgemein gültigen neurologischen Erkenntnissen lässt sich diese Erscheinung in dem Sinne interpretieren, dass der Impulsempfang und die Impulsgebung in den faserreicheren abdominalen Zentren der Netz- und Röhrenbauenden Spinnen differenzierter ausgebildet ist und qualitativ eine höhere Stufe erreicht, als dies bei den vagabundären Spinnen der Fall ist.

Ein weiterer qualitativer Befund, den es lohnen würde durch genaue Zahlen zu belegen, lässt sich aus dem Vergleich der abdominalen Schaltneurone gewinnen. Diese sind bei Araneiden,

¹ Nach Mitteilung von Herrn Prof. P.N. Witt und Dr. D.B. Peakall Upstate Medical Center, Syracuse, USA 1965.

Ageleniden und Dysderiden viel häufiger, als dies bei Lycosiden und Thomisiden der Fall ist (vergl. Abb. 7). Distal angelegte Schaltneurone deuten aber auf reflektorischen Bewegungskarakter hin (Fallreflex und Seidenproduktion).

Die *Cauda equina* lässt demnach sowohl in ihrer Faserstruktur als auch im Aufbau der Neuronenkalotte bei den einzelnen Spinnentypen Differenzierungen zu, deren genauere Analyse bedeutungsvoll wird, sobald das periphere System des Opistosomas besser untersucht ist.

DAS STOMATOGASTRISCHE SYSTEM

Dieser Funktionskomplex des Nervensystems nimmt zweifellos eine Sonderstellung im Araneiden-ZNS ein, da es sich bei ihm um ein Mittel physiologischer Leistung handelt, bei dem neben nervösen auch endokrine Wirkweisen von Bedeutung sind. Die damit verbundenen Doppeleigenschaften der betreffenden Strukturelemente sind morphologisch durchaus nicht einfach zu deuten. Dies hat denn auch dazu geführt, dass die Interpretationen der Befunde bei einzelnen Autoren beträchtlich divergieren. Dies nicht etwa, weil einzelne Untersuchungen veraltet oder überholt wären, sondern weil hier offenbar die Morphologie an der Grenze ihres Aussagevermögens angelangt ist. Es mag dies z.B. daraus erhellen, dass H. KÜHNE (1958) bei ausgedehnten morphologischen Untersuchungen überraschenderweise keinerlei Zusammenhang der stomatogastrisch-endokrinen Tätigkeit des ZNS und dem Wachstum, der Häutung, der Geschlechtsreife und der Geschlechtsaktivität bei den Spinnen feststellen konnte. Möglicherweise besteht tatsächlich *kein* Zusammenhang zwischen den genannten Lebensäußerungen und dem endokrinen System. Es ist aber auch denkbar, dass bei der hormonalen Steuerung dieser Vorgänge mehrere chemisch nahe verwandte Wirkstoffe zum Teil in antagonistischer Funktion beteiligt sind, die sich aber mit einfachen histologischen Methoden nicht differenzieren lassen, sondern nur den Nachweis: acidophiles Neurosekret vorhanden! zulassen.

Ebenso lässt sich die Auseinandersetzung der Meinungen (M. GABE 1955, H. KÜHNE 1958, R. LEGENDRE 1959), ob die Speicherorgane das Neurosekret vom ZNS empfangen oder um-

gekehrt, letzteres beliefern, nur durch die Anwendung mikrochirurgischer oder chemisch-physiologischer Methoden beilegen. Es wäre auch allzusehr vereinfacht, wollte man die von R. HEYMONS, 1899, erstmals untersuchten, heute in Funktion und Wirkung recht gut bekannten *Corpora cardiaca* und *allata* der Insekten, unbeschadet mit den Verhältnissen bei Spinnen gleichsetzen, da die Anatomie der Blutgefäß-Systeme bei den in Frage stehenden Organen erheblich voneinander abweicht. (Ein Hormontransport auf dem Blutwege der Spinnen wurde aber bis anhin kaum in Betracht gezogen).

Unsere eigenen Beobachtungen mahnen zu grösster Zurückhaltung. Aus diesem Grunde wird darauf verzichtet, die von GABE, KÜHNE und LEGENDRE vorgenommenen, zum Teil eingehenden Untersuchungen, zu kommentieren. Lediglich drei Sachverhalte verdienen ergänzend festgehalten zu werden, da sie neu sind und vielleicht zur Klärung gewisser Fragen dieses Problemkreises beitragen können.

1. Im ZNS der Araneiden steht nur ein verschwindend kleiner Teil der neurosekretorischen Zellen in direktem, nervösem Kontakt mit den Speicherorganen des stomatogastrischen Systems (*Schneider'sche Organe* I und II, nach LEGENDRE und GABE).

2. Sehr auffällig ist die ausschliesslich den Blutgefässen benachbarte Lage der grossen neurosekretorischen Zellen der suboesophagealen Ganglien, die sicher keinen direkten nervösen Anschluss an die stomatogastrischen Speicherorgane haben (vergl. Abb. 11).

3. Der zum II. Schneider'schen Organ führende unpaare Hauptnerv (Pharyngealnerv) ist seinem Verlauf und der Lage seiner Wurzeln nach gemischt afferent/efferent.

Vergleich der Zentralnervensysteme verschiedener Spinnen

Die einzigen Arbeiten in welchen die „Araneidengehirne“ im Speziellen vergleichend betrachtet wurden, stammen von B. HANSTRÖM aus den Jahre 1919-1926. Vor allem die letzten dieser Untersuchungen waren quantitativ vergleichend und beruhten auf volumetrischen Messungen gewisser Bezirke des Neuropilems, deren Grösse in direkte Beziehung zum Gesamtvolumen des ZNS oder zur sog. *undifferenzierten Fasermasse* gesetzt wurde.

Die Problematik des zuletzt genannten Begriffes wurde in dieser Studie bereits mehrfach erörtert. Auch auf die Schwierigkeit der Begrenzung einzelner Bezirke des ZNS nach der Methode Hanström wurde bereits hingewiesen. Mit geeigneten Methoden der Faserdarstellung lässt sich ja ohne weiteres zeigen, wie jedes einzelne der von Hanström ausgemessenen Territorien neben eigenen Fasern, zum Teil in überwiegender Menge Verbindungsfasern aus dem Bereiche anderer Ganglien, sowie der Schalt- und Koordinationszentren, enthält. Diese Tatsache gestaltet, wie uns scheint, einen Vergleich nach obigem Prinzip äusserst schwierig. Ist es angängig, Faserbildungen qualitativ verschiedener Struktur, verschiedener Packung, mit verschiedenen grossen Glia-Anteilen, einheitlich volumetrisch auszumessen und in Prozentzahlen ausgedrückt, als Grundlage phylogenetischer oder funktioneller Erwägungen auszuwerten? Wohl kaum.

Ich versuche deshalb, den qualitativen Vergleich auf eine breitere Basis zu stellen und mit der quantitativen Auswertung vorerst zurückzuhalten. Denn, wie selbst eine flüchtige Durchsicht unserer Abbildungen zeigen mag, sind die qualitativ-morphologischen Differenzierungsmöglichkeiten ausserordentlich reich und ich bilde mir nicht ein, sie voll ausgeschöpft zu haben. Diese zu deuten, sie in ihren speziellen Funktionskreis einordnen zu können und ihr Zusammenspiel in der Gesamtheit des nervösen und sinnesphysiologischen Geschehens wenigstens im Überblick zu verstehen, scheint mir aber Voraussetzung für einen sinnvollen quantitativen Vergleich zu sein. Diese Voraussetzung ist zur Zeit keinesfalls gegeben. Die vorliegende Studie mag vielleicht einen weiteren Beitrag dazu leisten — erfüllen kann sie diese nicht. Vor allem deshalb nicht, weil ganz beträchtlich grosse Bezirke morphologischer Sonder-Bildungen, in ihrer Funktion und Bedeutung noch grösstenteils unbekannt sind und aus ihrer Struktur allein nicht erklärt werden können.

Es handelt sich dabei zunächst um die *Corpora pedunculata*, die bei zweien der in dieser Studie untersuchten fünf Spinnenfamilien, nämlich bei den Lycosiden und Thomisiden, vorkommen. Das Vorhandensein dieser Organe im ZNS vagabundärer Spinnen ist bekannt. Hingegen wurde bis anhin nirgends erwähnt, dass sie in ihrer Struktur von denjenigen der Insekten, wo sie recht gut beschrieben sind, erheblich abweichen. In Abb. 35 sind die *Corpora*

pedunculata in einem Transversalschnitt von *Lycosa saccata* dargestellt. Aus der Photographie ersieht man, wie diese paarigen Fasergebilde immerhin beinahe $\frac{1}{3}$ der Gesamtfläche im horizontalen Plan einnehmen. Es lässt sich zugleich feststellen, wie der Aufbau dieser Zentren wesentlich vom Bauprinzip der analogen Organe bei Insekten abweicht. Eine Differenzierung in Calix, Pedunculus und Cauliculus ist bei den Araneiden kaum möglich.

Bei den Hymenopteren wurden die *Corpora pedunculata* zunächst als Koordinationszentren optischer und chemischer Reize von Augen und Antennen aufgefasst (DIETL, HALLER, FLOEGEL). Andere Autoren sprechen von Assoziationszentren (KENYON, VIALLANES), und für eine dritte Gruppe bedeuten diese Strukturen Intelligenzzentren (DUJARDIN, ZIEGLER, BÖTTGER), die in direkter Relation zum Sozialleben der betreffenden Insekten stehen sollen.

HOLMGREN (1916) äussert sich über den Fragenkomplex der *Corpora pedunculata* bei den Arachnoiden folgendermassen: „Bei den Arachniden gibt es mehrere Stufen der psychischen Entwicklung von den Idioten Phalangiden, durch die schwach begabten Scorpione, Pedipalpen und Solifugen zu den Intelligenzaristokraten, den kunstvolle Netze bauenden Araneiden. Wie steht es nun mit den pilzhutförmigen Körpern (*Corpora pedunculata*) dieser verschiedenen Spinnenformen? Die Idioten haben die grössten, sogar kolossal grosse, die Schwachbegabten kleinere und bei den Intelligenzaristokraten sind sie ganz verschwunden.“

In Anlehnung an diese These führt HANSTRÖM seinen Vergleich über die optischen Zentren durch. Wie Holmgren, postuliert er bei Spinnen spezielle Verhältnisse, indem er die *Corpora pedunculata* ausschliesslich in den Dienst der Sehorgane stellt und das Volumen dieser Fasermasse in direkte Beziehung zur Leistungsfähigkeit des Gesichtssinnes stellt.

Da bei Spinnen das erste praeorale Segment nur rudimentär ausgebildet ist, darf wohl angenommen werden, dass auch in Bezug auf das zugehörige Neuromer spezielle Verhältnisse vorliegen. Ob aber dieser Sachverhalt berechtigt, wie Hanström vorgeschlagen hat, diesen ZNS-Teil ohne den funktionellen Nachweis erbracht zu haben, in den Dienst eines benachbarten Ganglions zu stellen, ist eine Frage, die vielleicht doch noch einmal aufgeworfen werden darf. Meine Schnittserien zeigen nämlich, dass die *Corpora pedun-*

culata der Lycosiden und Thomisiden ausser den Fasern der optischen Ganglien auch noch solche aus andern Teilen des Zentralnervensystems empfangen. Eine Deutung dieser Verhältnisse muss ich mir im jetzigen Zeitpunkt allerdings noch versagen.

Auf die Problemstellung Holmgrens, die Idioten und die psychischen Aristokraten unter den Spinnentieren betreffend, kann ich nicht eingehen, da mich eine derartige Beurteilung der Verhältnisse fremd anmutet. Nur am Rande sei auf den ersten Teil dieser Studie hingewiesen, wo anhand des Balzverhaltens gezeigt wurde, wie bei vagabundären Spinnen (Lycosiden und Thomisiden mit grossen Corpora pedunculata) der Ablauf der die Kopulation einleitenden Handlungen zwar anders (beachte Sinnesorgane), aber keinesfalls primitiver von statten geht, als bei den netzbauenden Argiopiden oder Ageleniden, die keine Corpora pedunculata besitzen.

Das Zentralnervensystem von *Dysdera crocata*, das bisher noch nie einer speziellen Studie unterzogen worden ist, zeigt ebenfalls Strukturen deren Funktionsweise nicht ohne weiteres gedeutet werden kann. Die vorhandenen Sonderbildungen können auch nicht unbesehen in einen allgemeinen quantitativen Vergleich einbezogen werden.

Zunächst einmal fallen im suboesophagealen Teil des ZNS vorhandene Kolossalfasern auf, die wesentlich kräftiger sind als die üblichen Neurite (*Abb. 36*). Sie haben ihre Wurzeln in den Pedipalpen und lassen sich im Neuropilem eine beträchtliche Strecke weit verfolgen. Die systematische Untersuchung der Schnittserien zeigt, dass auch im Tritocerebrum Fasern vorkommen, die den Durchmesser der Neurite anderer Spinnen deutlich übertreffen. Es scheint, als ob bei *Dysdera* an gewissen Stellen die Dimensionen der impulsleitenden Faser-Elemente in kontinuierlicher Weise bis zu einem Maximum (ca. 5—7 μ) zunehmen, währenddem bei den andern in dieser Studie untersuchten Spinnen anscheinend nach einer bestimmten Gesetzmässigkeit, Fibrillen sich zusammenlagern zu Neuriten einer einheitlichen (neurophysiologisch optimalen?) Stärke (ca. 1—2 μ) und diese Faser-elemente sich dann zu Faserzügen ev. mit eingelagerten Gliazellen zusammenfinden.

Auch das Protocerebrum beherbergt Faserstrukturen, die bis anhin nicht beschrieben worden sind und die sich nicht mit Bildun-

gen anderer Araneiden direkt in Analogie setzen lassen. Zwischen der Frontalpartie und der caudalen Begrenzung des Protocerebrums liegt ein paariges Gebilde, das aus einer dichten Lage parallel-laufender Neurite besteht. Oral und caudal dieser dichten Faserstruktur befinden sich blasenartige, von jeglicher Faserstruktur freie Aussparungen. An den gleichen Stellen biegen zu kräftigen Ästen gebündelt, Fasern nach dorsal und ventral ab und verschwinden in der frontalen und caudalen Neuronenkalotte (*Abb. 37 a + b*).

Es ist bemerkenswert, dass diese dichten, longitudinalen Faserstrukturen auf der gleichen Höhe wie die Corpora pedunculata der Lycosiden und Thomisiden liegen, also theoretisch den Platz des 1. Antennenganglions bzw. Deutocerebrums einnehmen. Da die Verhältnisse des Gesichtssinnes bei den sechs-ägigen Dysderiden ohnehin einen Spezialfall darstellen, sind diese Faserstrukturen, die lagemässig die optischen Ganglien tangieren, auch für die Ansicht HANSTRÖMS, die sekundären Sehzentren betreffend, von Interesse.

*Vergleich der mikroskopischen Anatomie der Zentralnervensysteme
verschiedener Spinnen*

	Dysderidae	Lycosidae	Thomisidae	Argiopidae	Agelenidae
<i>Lamina ganglionaris</i>	einfach	dreigeteilt	einfach	dreigeteilt	einfach
<i>Lamina glomerularis</i>	fehlt	dreigeteilt	einfach	dreigeteilt	einfach
<i>Vordere protocerebrale Brücke</i>	rudimentär	doppelt	doppelt	einfach	einfach
<i>Corpora pedunculata</i>	fehlen	vorhanden	vorhanden	fehlen	fehlen
<i>Longitudinale Faserbündel</i>	<i>vorhanden</i>	fehlen	fehlen	fehlen	fehlen
<i>Fibrilläres Zwischengewebe der Abdominalganglien</i>	ziemlich viel	wenig	wenig	sehr viel	sehr viel
<i>Schaltneurone in den Abdominalganglien</i>	ziemlich viel	wenige	wenige	viele	viele

Zum Abschluss dieses Kapitels soll versucht werden, die qualitativen Unterschiede im Bau des Zentralnervensystems, der in dieser Studie untersuchten Spinnenfamilien, in einer Tabelle zusammenzufassen. (Tab. XVII)

Wie aus obiger Gegenüberstellung ersichtlich ist, können folgende Grundzüge im Bau der nervösen Zentralorgane der hier untersuchten Spinnenfamilien erkannt werden.

Dysderidae (Röhrenspinnen) verfügen über ein ausgeprägtes Koordinationssystem und einen gut entwickelten zentralen Bewegungsapparat. Dagegen sind die optischen Ganglien wenig differenziert und die reflektorischen Schaltneurone in den Abdominalganglien nur wenig entwickelt. Im Protocerebrum ist ein Paar einer morphologisch markanten, longitudinalen Faserstruktur vorhanden.

Lycosidae und Thomisidae (vagabundäre Spinnen) haben reich differenzierte Sehganglien und ausgeprägte *Corpora pedunculata*, die durch eine doppelte protocerebrale Brücke miteinander verbunden sind. Das fibrilläre Zwischengewebe, sowie die abdominalen Schaltneurone sind nur in minimalem Masse ausgebildet.

Argiopiden und Ageleniden (sedentäre Netz- Spinnen) besitzen optische Ganglien verminderter Differenzierung. Auffällig ist bei ihnen das Vorhandensein reichlichen Fibrillärgewebes, sowie die Anwesenheit ganzer Areale von Schaltneuronen in den Abdominalganglien. Spezielle Strukturen wie *Corpora pedunculata* oder longitudinale Faserstränge fehlen.

DIE POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

Die postembryonale Entwicklung des Araneiden-Zentralnervensystems vollendet den in der embryonalen Entwicklungsphase vorbereiteten Aufbau des nervösen Zentralorgans am sich herbildenden Jungtier, nachdem es durch das Aufsprengen der Eihüllen mit der Umwelt in Beziehung getreten ist. Diese Entwicklung vollzieht sich in erster Linie an den embryonal angelegten Neuroblasten, die zu Neuronen spezifischer Funktion ausgebildet werden, ihre impulsleitenden Faserstrukturen aufbauen, und durch Hilfsapparaturen aus mesodermalem Anlagematerial ergänzt, im

Endzustand ein morphologisch hochdifferenziertes Organ darstellen.

Die oekologischen Verhältnisse der postembryonalen Lebensphase stehen zweifellos in Relation zu den Veränderungen, die sich beim Ausbau des Zentralnervensystems abspielen; sie wurden im ersten Teil dieser Studie geschildert. Die Frühentwicklung der Sinnesorgane, die ebenfalls ihre Beziehung zur Entwicklung des Zentralnervensystems hat, fand Erörterung im zweiten Teil. Wir können uns daher im Folgenden konzentrieren auf die vergleichende Betrachtung der morphologischen Aufbauleistung des ZNS bei den fünf untersuchten Spinnentypen. Dabei wird es von Interesse sein, das Zentralnervensystem nicht als isoliertes Gebilde zu behandeln, sondern die gesamte Entwicklungsdynamik des Jungtier-Organismus im Auge zu behalten und vor allem auch der Resorption des Dotters einige Beachtung zu schenken.

In der frühen Postembryonalentwicklung bedeutet jeder Häutungsintervall einen signifikanten Abschnitt der Organogenese. Interessanterweise ist nun aber die anatomische Charakteristik der entsprechenden Häutungsstadien bei verschiedenen Spinnen stark divergierend, sodass der Vergleich manche Fragen aufwirft¹.

Schon der Startpunkt der Postembryonalentwicklung, der durch das äussere Zeichen des Aufreissens der Eihäute offenbar wird, erreicht die verschiedenen Spinnentypen in unterschiedlichen Stadien der Organbildung. Dies wird in drastischem Ausmass bei der Betrachtung der familientypischen Bildungen deutlich. Auf diese wird weiter unten eingegangen. Die anatomische Divergenz macht sich aber auch an nicht spezialisierten Geweben bemerkbar, wie aus der folgenden Gegenüberstellung hervorgeht.

Die Ausdifferenzierung der Neuroblasten zu Neuronen spezieller Struktur und Funktion bietet vielseitige Aspekte der postembryonalen Entwicklung des Zentralnervensystems. Hand in Hand damit geht ja auch die Ausbildung der Fasermasse, die im Einzelfall, ähnlich den von W. HIS 1887, beschriebenen Beispielen der Wirbeltierhistogenese, mit dem Erscheinen der Pionierfasern ihren Anfang nimmt (vergl. Abb. 42a).

¹ Vergleichbares zeigt sich auch in Bezug auf die Ethologie und Sinnesphysiologie (Vergl. I. und II. Teil).

Status der Organogenese beim Schlüpfmoment

Dysdera crocata
Abb. 38

Agelena labyrinthica
Abb. 39

Habitus

Prosoma in nahezu geradliniger
Verlängerung zum *Opistosoma*
stehend

Prosoma gegen das *Opistosoma*
stark abgewinkelt

Ectodermale Bildungen

Kontraktur der suboesophagea-
len Ganglien abgeschlossen

Kontraktur der suboesophagea-
len Ganglien nicht vollzogen

Gliederung des ZNS in die moto-
rischen Funktionszentren voll-
zogen

Motorische Funktionszentren des
ZNS noch nicht erkennbar

Epitheliale Differenzierung der
Spinnwarzen nicht erkennbar

Spinnwarzen als mehrschichtige
epitheliale Anlage erkennbar

Mesodermale Bildungen

Herz in Bildung begriffen

Herz als voll funktionsfähiges
Organ ausgebildet

Muskulatur der Extremitäten
funktionsfähig

Muskulatur noch nicht aus-
gebildet

Entodermale Bildungen

Mitteldarm in Bildung

Mitteldarm als ein- bis mehr-
schichtiges Epithel ausgebildet

Prosoma fast dotterfrei

Prosoma und *Opistosoma* sehr
viel Dotter enthaltend

Status der Organogenese nach der 3. Häutung

Dysdera crocata
Abb. 40

Agelena labyrinthica
Abb. 11

Habitus

Artspezifische Körperproportionierung und Tegument-Musterung ausgeprägt

Arttypische Körperproportionierung und Musterung noch nicht ausgeprägt

Ectodermale Bildungen

Nur Neurone motorischer Zentren voll ausgebildet

Neurone motorischer, assoziativer sowie neurosekretorischer Funktion ausgebildet

Giftdrüse sekretionsfähig (Giftkaverne vorhanden)

Giftdrüse nicht sekretionsfähig (Zylinderepithel ohne Hohlraum)

Mesodermale Bildungen

Muskulatur im ganzen Körper ausdifferenziert

Muskulatur nur in den Extremitäten und Spinnrüsen vorhanden

Anlage der Gonaden nicht erkennbar

Anlage der Gonaden erkennbar

Entodermale Bildungen

Darmepithel mit relativ wenig Divertikeln ausgebildet

Darmepithel mit sehr vielen Divertikeln ausgebildet

Dotter aufgebraucht, Rectalampulle mit Stoffwechselprodukten angefüllt

Noch reichlich Dotter auch im *Prosoma* vorhanden

Eine erste allgemeine, wichtige Tatsache, die von einigen Autoren bei anderen Avertebraten vermutet wurde, kann durch die vorliegende Beobachtung bestätigt werden: die Neuroblasten sind amöboid beweglich. Und zwar nicht nur während der Kontraktion der abdominalen Neuromere zum suboesophagealen Ganglienkomplex des Prosomas. Dies wird z.B. bei *Dysdera crocata* recht deutlich, wo entsprechend der späten Festlegung der spezifischen Neuronenfunktion, eine beträchtliche Anzahl dieser cellulären Elemente bis zum 3. Häutungsstadium sich örtlich so stark verschieben, dass selbst die Gesamtgestalt des ZNS wesentliche Veränderungen erfährt. Die Fähigkeit der Eigenbewegung bleibt diesen Zellen solange erhalten, als sie nicht zu Neuronen spezifischer Struktur ausdifferenziert sind.

Der erste Neuronentyp, der ausgeprägt im histologischen Bild erscheint, ist der des Motoneurons. Er tritt gleichzeitig mit der Ausbildung der ersten quergestreiften Muskelfasern in Prosoma und Extremitäten auf und bedient efferente Fasern.

Darauf folgt die Bildung der reflektorischen Schaltneurone und einfachen Verbindungsneurone im Bereiche der Ganglien des Bewegungsapparates¹. Zu diesem Zeitpunkt werden auch im Neuropilem Pionierfasern sichtbar, die die typischen grossen Faserbahnen (Arkaden, contralaterale und longitudinale Verbindungen) markieren (*Abb. 37 a+b*). Sie bestehen anfänglich aus zwei bis drei kräftigen Einzelfasern, die aber bald (im Schnittbild bei um wenige Tage älteren Tieren) von zahlreichen feineren Fasern begleitet werden und auf diese Weise einen allmählich faserreich werdenden Strang darstellen. Es bahnt sich auch die reihenförmige Anordnung der Neurone in der peripheren Kalotte an, der das Auswachsen parallel gerichteter Axone folgt. Dabei entstehen an der Trennlimite: Neuronenkalotte Neuropilem die von HANSTRÖM bei adulten Tieren beschriebenen Einstrahlungspunkte (vergl. *Abb. 8*).

Die Entstehungsweise der Schalt- und Verbindungsneurone der höheren Zentren weicht in verschiedener Hinsicht von derjenigen der eben beschriebenen lokal-ganglionären Elemente ab. Ihre Histogenese ist am Zeitpunkt der Funktions-

¹ Die entsprechenden Aufbauelemente der höheren Zentren: des Zentralkörpers und des Cerebralganglions, werden erst bedeutend später sichtbar (s.u.).

bereitschaft der ersteren noch in vollem Gange. Obwohl Kernteilungsbilder recht selten anzutreffen sind, weist die Gruppierung der sich bildenden Neurone und das kurze aber rasche Anwachsen ihrer Zahl auf eine eng limitierte, intensive Vermehrung hin. Im Protocerebrum der Lycosiden und Thomisiden ist die Bildung komplexer, kranzartig angeordneter Zellagglomerate recht auffällig. Die einzelnen Zellgruppen lassen sich schon in diesem Stadium ihrer prospektiven Funktion zuordnen. Ihre Anordnung scheint mit der Polarität der auswachsenden Axone in Beziehung zu stehen und im Entwicklungs-Endzustand eine räumliche Repräsentation der optischen Signale im ZNS zu verwirklichen.

Recht schön tritt in der Vermehrungsphase der Neuronen-kern-Kalotte des Zentralkörpers die nervöse Doppelfunktion des Systems hervor, das nach vollender Ausbildung (vergl. Abb. 9) als ein nur schwer durchschaubares Gefüge erscheint. Die Neuroblasten der künftigen Verbindungszellen (granuliertes Chromatin) präsentieren sich in typischer Reihenbildung, während die Ursprungszellen der Schaltneurone (dichtes Chromatin) unregelmässige Haufen darstellen. Die Bereicherung des Neuropilems durch diese Zelltypen wird erst in einer späteren Phase deutlich. In den Schnittbildern lässt sich recht gut verfolgen, wie das Eindringen der Fasern dieser sekundären Schalt- und Verbindungszellen erst erfolgt, nachdem Pionierfasern aus den selbsttätig funktionierenden Ganglien in diesen höheren Zentren eintreffen. Sobald dies aber geschehen ist (meist gegen das Ende der gregären Phase) geht der Faseraufbau so rasch von statten, dass das Erscheinen der Neurite und Fibrillen einer plötzlichen Invasion gleichkommt¹.

Mit dem Vollzug dieser Entwicklungsphase ist das qualitative Inventar der rein nervösen Elemente vollständig. Zu erwähnen bleibt das Auftreten des neurosekretorischen Systems, die Bildung der Gliazellen und der mesodermalen Gewebe des Zentralnervensystems.

Grosse neurosekretorische Zellen treten in ihrer charakteristischen Form und Gruppierung erst relativ spät (beim Eintritt

¹ In diesem Moment ändert sich auchschlagartig das oekologisch-ethologische Verhalten der Jungtiere, indem der Netz- und Schutzgenosse der gregären Societät plötzlich zum Feind auf Leben und Tod wird, und bei den meisten Spinnentypen das Ausschwärmen (vergl. I. Teil) erfolgt.

in die solitäre Lebensphase) in Erscheinung. Dies darf nicht heissen, dass sie nicht bereits vorher, in einer, der späteren typischen Ausbildung weniger gut vergleichbaren Form, vorhanden gewesen sind. Möglicherweise wurden sie wegen ihrem vereinzeltten Vorkommen in der Masse der Neuroblasten nicht erkannt. Wie ich schon früher erwähnte ist die Thematik der Neurosekretion auf Grund morphologischer Fakten allein, kaum gänzlich lösbar.

Die Gliazellen fehlen anfänglich im distalen Gebiet der Ganglien (abgehende Nervenstränge) ganz. Hingegen sind sie im Bereiche der das Neuropilem durchquerenden Gefässe schon beim Schlüpfmoment recht zahlreich vorhanden. Das frühe Erscheinen dieser Zellen speziell im Randgebiet der Blutwege macht ihre wichtige nutritive Funktion schon in frühesten Stadien deutlich. Spezielle Erwähnung verdienen aber auch die dorsalen Gliazellen der suboesophagealen Neuropilem-Grenzzone (Endzustand vergl. Abb. 15). Diese Zellen treten speziell bei höheren Spinnen schon im Laufe der foetalen Lebensphase in deutlicher Prägnanz hervor. Sie heben sich in einer für Gliastrukturen sonst ungewöhnlichen, dichten Kettenbildung als chromatinreiche Marginalzellen (*Abb. 39*) von den begrenzenden Geweben ab. Auch sie erwecken mit ihrer intensiven Farbstoffaffinität den Eindruck hoher Stoffwechselaktivität.

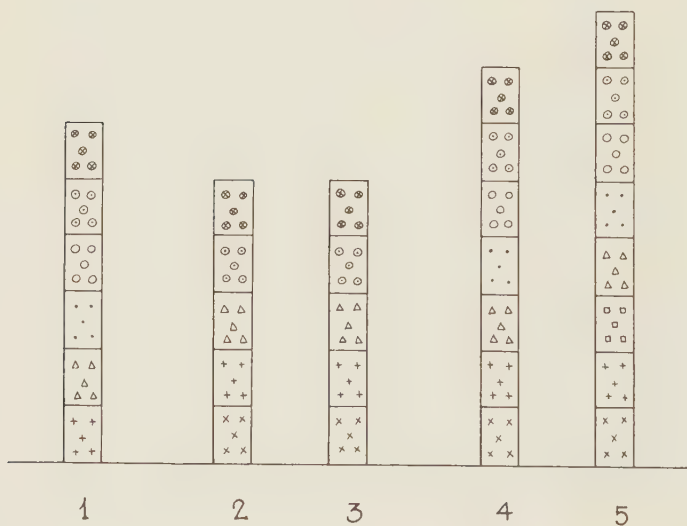
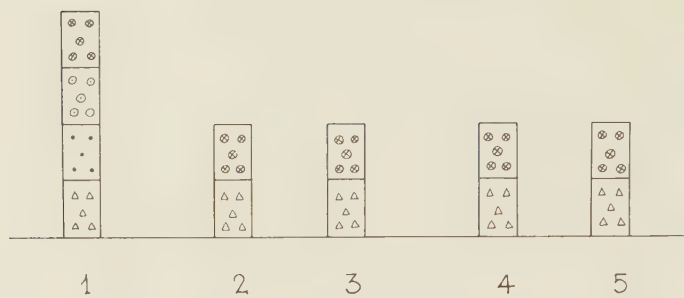
An Bildungen mesodermalen Ursprungs sind neben den bereits erwähnten Blutgefässen, Hüllgewebe verschiedener Art am ZNS-Aufbau beteiligt. Als erstes wird das Perilemma angelegt, das als zunächst einschichtiges, später stellenweise mehrschichtiges Gewebe, das gesamte ZNS umgibt. Seine qualitative Ausbildung wird nach der Kontraktion der opistosomalen Neuromeren ins Prosoma eingeleitet und schreitet quantitativ mit dem Wachstum des ZNS fort, ohne seinen Feinbau wesentlich zu verändern. Ganz anders die Neurallamelle. Zwar ist ihr Auswachsen, als stets einschichtiges Epithel vom Perilemma aus, im Gebiete der Bein-ganglien ebenfalls ein kontinuierlich fortschreitendes. Im Protocerebrum aber, weicht ihre Bildung wesentlich von diesem Prinzip ab. In der Phase der intensiven Vermehrung der Neurone des optischen Systems und der Schaltzellen, tritt die Lamelle als segmentale Trennwand mit aller Deutlichkeit hervor. Nach beendigter Histogenese dieser speziellen höheren Sinnes- und Integrationszentren, bildet sie sich allmählich zurück und ist schliesslich im

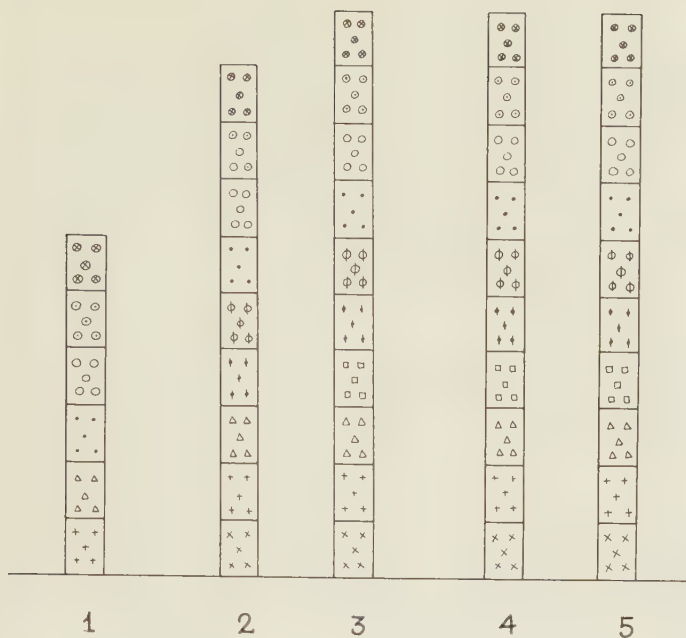
voll funktionstüchtigen Zentralnervensystem nur noch fragmentarisch vorhanden und daher schwer auffindbar. Die Deutung dieses Phänomens ist sowohl im Rahmen phylogenetischer als auch nach physiologischer Betrachtungsweise möglich. — Entwicklungsgeschichtlich ältere, verwandte Arthropoden verfügen über ein jedes Ganglion umhüllendes Epithel. Auf der andern Seite dürfte eine barriere-bildende Membran, während der Zeit spezifischer Differenzierungsphasen, physiologisch sinnvoll erscheinen, sich später aber, nach intimer Durchdringung der Funktionen einzelner Zentren als hinfällig, ev. sogar als hinderlich, erweisen.

Der qualitative Vergleich der ZNS-Histogenese der 5 untersuchten Familientypen wurde in den diesem Abschnitt folgenden Darstellungen zu erfassen versucht. Für jedes Gewebeelement wurde ein eigenes Symbol gewählt (s. Legende). Ausgehend vom frühesten Termin des Nachweises ausdifferenzierter Zellen im histologischen Schnittbild, wurden die entsprechenden Säulenelemente in die Darstellung eingegliedert. Dabei wurden in dieser speziellen Betrachtung die Schalt- und Verbindungsneurone nach einfachen, ganglionären (1. Ordnung), und solchen höherer Zentren (2. Ordnung) gesondert.

Bei der Betrachtung im Überblick (Höhe der Säulen) ergibt sich zunächst folgendes Bild: beim Schlüpfmoment weist der Primärtyp (*Dysdera crocata*, 1) die am weitesten fortgeschrittene Differenzierung auf, indem neben Gliazellen zwei ausgebildete Neuronenarten vorhanden sind, währenddem bei allen anderen Vertretern nur Neuroblasten vorkommen (Fig. 17).

Dieses Verhältnis ändert sich nach der ersten Häutung. Die Netzspinnen (4, 5) weisen nun bereits 6—7 differenzierte Zelltypen auf, währenddem sie sich in diesem Intervall bei den Dysderiden nur auf vier vermehrt haben. In den folgenden Entwicklungsstufen bis zur Beendigung der frühen Postembryonalphase, beim Eintritt der Jungtiere ins solitäre Leben, wird diese Tendenz noch verstärkt. Auch die Lycosiden und Thomisiden überflügeln nach und nach mit einer reicheren Garnitur ausdifferenzierter Neurone die Dysderiden. Vergleicht man die das histologische Bild symbolisierenden Zeichen im Detail, so zeigt sich, dass beim Primärtyp die motorisch-reflektorischen Elemente von allem Anfang an vorhanden sind, währenddem diese den evoluierten Typen noch fehlen. Bald treten aber diese Zellen bei den höheren Spinnen auch





Status
der ZNS-Histogenese
nach der
3. Häutung

Fig. 19.

Legende :



Neuroblasten



Motoneurone



Verbindungsneurone I



Verbindungsneurone II



Schaltneurone I



Schaltneurone II



neurosekret. Zellen



Gliazellen



Neurilemma



Neurallamelle

1 = *Dysdera crocata*

2 = *Lycosa saccata*

3 = *Xysticus cristatus*

4 = *Aranea cornuta*

5 = *Agelena labyrinthica*

auf, dazu aber ergänzend mesodermales Hüllgewebe. Die Differenzierung schreitet anschliessend bei den Letzteren rasch weiter. Es werden nun auch die Schalt- und Verbindungsneurone höherer Zentren aufgebaut, sodass die jungen Netz- Wolf- und Krabbenspinnen beim Verlassen des gregären Verbandes über ein voll ausgebildetes, zu recht vielseitigen Leistungen fähiges nervöses Zentralorgan verfügen (Fig. 18, 19).

An einem Beispiel, seien auf einen ganz einfachen Nenner gebracht, einige allgemeine morphologische Fakten der p.e. Entwicklung einander gegenübergestellt:

ROEHRENSPINNEN	NETZSPINNEN
(Beispiel: <i>Dysdera crocata</i>)	(Beispiel: <i>Agelena labyrinthica</i>)
Primärtyp	evoluiert Typ
<i>ZNS-Entwicklung</i>	
frühe Funktionsbereitschaft der Motorik	späte Funktionsbereitschaft der Motorik
spät einsetzende Differenzierung höherer Zentren	früh einsetzende Differenzierung höherer Zentren
<i>Dotterverhältnisse</i>	
grobe lockere Schollen	feine kompakte Schollen
rasche Resorption (nach 2. Htg. beendet)	langsame Resorption (bis zur 4. Htg. andauernd)
<i>Ausdifferenzierung ectodermaler und mesodermaler Gewebe</i>	
	<i>Tegument</i>
früh	spät
	<i>Muskulatur</i>
früh	spät
	<i>Herz/Lungen</i>
spät	früh
	<i>Spinnapparat</i>
spät	früh

Die Dysderiden bleiben mehr und mehr zurück. Ihre sekundären Sinneszentren werden erst allmählich ausgebildet. Sie haben wohl

auch nie eine überragend wichtige Funktion im Rahmen der zentralnervösen Gesamtfunktion inne. Die nächtlich umher-schweifenden Tiere erwecken ja selbst im Adultzustand sinnes-physiologisch den Eindruck recht dumpfer Empfindung, was für die Jugendstadien noch in viel grösserem Masse gilt (Fig. 20).

Die postembryonale Organogenese des Spinnenkörpers im allgemeinen zu vergleichen wäre eine ausserordentlich reizvolle Aufgabe und sollte, schon seiner entwicklungsgeschichtlich zweifellos aufschlussreichen Fakten wegen, unternommen werden. Dabei scheint mir der Problemkreis der Ausbildung der Spinnapparate besonders bedeutungsvoll zu sein. Aber auch in Bezug auf die Bildungsvorgänge anderer Organe ist die innere Dynamik des entstehenden Organismus faszinierend. Wenn man bedenkt, dass z.B. nach der Konzentration der abdominalen Neuromere im Prosoma, an der von diesen eingenommenen Stelle, das herkunftsmässig und funktionell erheblich differente Lungengewebe, wenige Stunden darnach bis ins Detail ausdifferenziert in Erscheinung tritt, so erfüllt das den Beschauer mit Bewunderung.

Diskussion der Ergebnisse

1. Brutpflege, Dotterverhältnisse und Motorik stehen bei der postembryonalen Entwicklung der Spinnen in enger Beziehung zueinander.

Röhrenspinnen (Dysderidae) haben nur eine geringe, nicht sehr kompakte Dotterreserve. Diese ist nach der ersten bis zweiten Häutung aufgebraucht. Das Muttertier ernährt die Jungtiere darnach mit erlegten, an den Nestrand geschleppten, Beutetieren. Die Motorik und deren zentralnervöse Steuerung entwickelt sich bei den jungen Dysderiden sehr früh. Bereits nach der ersten Häutung gehen die Jungtiere frei im weiträumigen Nest umher.

Demgegenüber zeigen die in dieser Studie untersuchten Laufspinnen (*Lycosidae*, *Thomisidae*) und Netzspinnen (*Argiopidae*, *Agelenidae*) reichliche, dicht gepackte Dotterreserven, die von den Jungspinnen nur langsam (ev. bis zum 5. Häutungsstadium andauernd) resorbiert werden. Die mütterliche Brutpflege besteht bei den Laufspinnen im Bewachen und Hegen des einfachen Gelegecocons; bei den Netzspinnen beschränkt sie sich im Wesentlichen auf den Bau eines meist mehrkammerigen Eiercocons. Die

Motorik der Lauf- und Netzspinnen entwickelt sich sehr spät. Sie erreicht den Stand voller Aktionsbereitschaft erst nach dem Verlassen des Cocons, im 3.—4. Häutungsstadium.

2. Vergleicht man die Entwicklung der Sinnesorgane, den Aufbau des Zentralnervensystems und das oekologisch-ethologische Verhalten verschiedener Araneiden miteinander, so treten zwei deutlich voneinander verschiedene Sachverhalte in den Vordergrund. Erstens findet man eine Stufung im Sinne einer allgemeinen, evolutiven Ranghöhe, zweitens offenbaren sich (im vorliegenden Falle bei den evoluierten Formen) Spezialisierungen bei der Ausbildung von Sinnesorganen.

Dysdera crocata zeigt vom Zeitpunkt des Schlüpfens an bis zu den subadulten Stadien eine sich gleichförmig entwickelnde Ausrüstung einfacher Sinnesorgane. Diese sind im Zentralnervensystem nicht durch spezielle Strukturen repräsentiert. Das durch Beobachtung feststellbare Verhalten ist nicht komplex. Es besteht aus Ruhen, Jagen, Fressen, Fliehen. Dieser Typus wird in unserer Studie als primär taxiert.

Die Ausdifferenzierung der Sinnesrezeptoren bei jungen Lauf- und Netzspinnen setzt erst nach dem Verlassen des Cocons ein. Sie vollzieht sich dann aber, histogenetisch vorbereitet, vielgestaltig und rasch. Die Jungtiere sind an diesem Zeitpunkt selbst subadulten Dysderiden sinnesphysiologisch in jeder Hinsicht überlegen. Laufspinnen beschleichen geschickt Beutetiere, die sie im Sprung erhaschen, Netzspinnen bauen vollkommene, ihrer Körperproportion entsprechend grosse Netze. Im Zentralnervensystem sind charakteristische Strukturen vorhanden, die z.T. ganze Regionen desselben prägen, welche der „Verarbeitung“ der eintreffenden Sinnesreize dienen (z.B. das Protocerebrum der Lycosiden). Diese Typen taxieren wir als abgeleitete Formen, wobei Lycosiden und Thomisiden eine Spezialisierung des Gesichtssinnes, Argiopiden und Ageleniden eine solche des Tast- und Vibrationssinnes erfahren haben.

3. Wie verhält es sich mit der Ausdifferenzierung des Zentralnervensystems in Beziehung zur allgemeinen postembryonalen Entwicklungsdynamik der Jungspinnen? Die aus Neuroblasten sich bildenden Neurone spezieller Struktur entwickeln sich mit grösster Beschleunigung, Vielfalt und Prägnanz

bei den evoluierten Typen, die in ihrer allgemeinen äusseren Morphologie am meisten zurückbleiben. Wie das histologische Bild zeigt, sind im Gegensatz zum Tegument die Organe des Stoffwechsels, Darm, Kreislauf, Lunge bei diesen Spinnen recht früh ausgebildet. Ihre Funktion steht aber, im Gegensatz zum primären Typ, ausschliesslich im Dienste der inneren Organe, vornehmlich des Zentralnervensystems. Beim Primärtyp ist dieses Verhältnis umgekehrt. Wir finden hier neben der raschen Ausbildung des Teguments einen langsam fortschreitenden Ausbau des Darm-Kreislaufsystems und gleichzeitig eine gemächliche Histogenese des Zentralnervensystems. (Die bei einigen Lauf- und Netzspinnen vorkommende Erscheinung der intrachorionalen Häutung, die äussere „Störfaktoren“ auf ein Minimum reduziert, mag dazu beitragen, dass die Präzisionsleistung des ZNS-Aufbaues begünstigt wird.) Einige Bedeutung ist wohl auch der bei evoluierten Spinnen ausgeprägten, beim Primärtyp einen fließenden Übergang bildenden, gregären Entwicklungsphase beizumessen. Wie im III. Teil geschildert, findet während ihr, nach dem Einspielen der motorischen Bewegungs- und Steuermechanismen, die Einschaltung höherer Zentren statt. Diese bringt ja nicht nur eine spezifische Bereicherung der Fasermasse mit sich, sondern bewirkt auch eine radikale Umstellung der Lebensweise der betroffenen Jungspinnen. Diesem Sachverhalt wurde bis anhin viel zu wenig Beachtung geschenkt.

Die schwierigste Frage ist wohl die der stammesgeschichtlichen Bewertung der vorliegenden Ergebnisse. Viele Fakten sprechen dafür, dass die hier als Primärtyp gewählten Dysderiden kaum als direkte „Vorfahren“ der Argiopiden und Ageleniden oder gar der Lycosiden und Thomisiden in Betracht kommen. Es kann sich hier ja keinesfalls darum handeln, phylogenetische Reihen aufzustellen. Die referierten Beispiele sollen lediglich das Vorhandensein verschiedener entwicklungsgeschichtlicher Niveaus zeigen und einen Einblick in die Komplexität dieser Verhältnisse gewähren.

Eingedenk der Tatsache, dass von den rund 35 recenten Spinnenfamilien in dieser Studie nur deren 5, und auch diese nur anhand einiger Arten untersucht wurden, dürften die hier diskutierten Resultate in bezug auf allgemeine Erkenntnisse natürlich nur begrenzte Gültigkeit in Anspruch nehmen.

Aber wenn es gelungen ist, durch die hier versuchte Art der Fragestellung, die Berechtigung einer etwas umfassenden Betrachtungsweise deutlich zu machen, dann dürften weitere Untersuchungen, bei denen sich die Ökologie, Physiologie und Morphologie der Araneiden sinnvoll ergänzt, interessante Aufschlüsse bringen.

ZUSAMMENFASSUNG

I. TEIL

1. Es werden Ergebnisse vergleichender Beobachtungen der postembryonalen Entwicklung verschiedener Spinnen vorgelegt und diskutiert. Die untersuchten Arten gehören folgenden Familien an: *Dysderidae*, *Lycosidae*, *Thomisidae*, *Argiopidae* und *Agelenidae*.
2. Bei der die Kopulation einleitenden Balz ist stets der männliche Partner der aktive Teil. Währenddem das Dysderidenmännchen das Weibchen tastend sucht, wird das Weibchen der Lycosiden durch optische Signale des Männchens auf dessen Werbung aufmerksam gemacht. Bei Argiopiden und Ageleniden erheischt die grosse Fressgier der reifen Weibchen vom sich nähernden Männchen ein spezifisches vibratorisches Verhalten um die Begattungsbereitschaft des Weibchens zu begünstigen und nicht mit Beute verwechselt zu werden.
3. Die Brutpflege ist bei Dysderiden sehr ausgeprägt und wenig modulierbar; geringste experimentelle Eingriffe veranlassen das Muttertier Eier oder Jungtiere der eigenen Brut aufzufressen. Bei Lycosiden ist der Brutinstinkt im Verlaufe der Brutzeit veränderlich, bei Thomisiden sogar ausgesprochen plastisch. Thomisidenweibchen bewachen stellvertretend Bruten anderer Mütter. Trächtige Argiopiden und Ageleniden hingegen beschränken ihre Brutpflege in der Regel auf die Anfertigung kunstvoll gesponnener Gelegecocons.
4. Die Charakterisierung der frühen postembryonalen Entwicklungsstadien auf Grund der äusseren Morphologie, nach A. HOLM und M. VACHON wird auf die in dieser Studie untersuchten Spinnenfamilien angewandt. Die Frage, ob nicht neben morphologischen auch oekologische Gesichtspunkte bei dieser

Festlegung berücksichtigt werden sollten, wird zur Diskussion gestellt.

II. TEIL

1. Die morphologische Entwicklung der Fernsinnesorgane und ihre Funktionstüchtigkeit wird anhand einfacher Untersuchungen zu erfassen versucht.
2. Im Gegensatz zu weit divergierenden Ergebnissen der Funktionsanalysen von Mechano- und Chimiorezeptoren adulter Spinnen (DAHL, VOGEL, MILLOT, LIESENFELD, RABAUD), zeigen postembryonale Frühstadien deutliche Antwortreaktionen auf gesetzte Reize. Es steht dies im Zusammenhang mit der stufenweisen Ausbildung spezifischer Sinnesrezeptoren im Laufe der Entwicklung.
3. Ausdifferenzierung der Sinnesorgane und qualitative Reizbeantwortung der Jungtiere lassen Evolutionsrichtungen und Spezialisierungstendenzen erkennen. Ausgehend von einem Primärtyp (*Dysderidae*) liegt bei Laufspinnen (*Lycosidae*, *Thomisidae*) eine Weiterentwicklung des optischen Sinnes, bei Netzspinnen (*Argiopidae*, *Agelenidae*) eine solche des mechanischen Sinnes vor.

III. TEIL

1. Die mikroskopische Anatomie und die Cytologie des Araneiden-Zentralnervensystems bei Anwendung spezieller histologischer Färbemethoden, sowie die Möglichkeit quantitativer Untersuchungen (B. HANSTRÖM), wird besprochen.
2. Faserstrukturen des Bewegungsapparates der zentralnervösen Koordinations- und Schaltstellen, sowie der sekundären Sinneszentren werden miteinander verglichen. Die Morphologie spezieller, bis anhin nicht bekannter Faserbildungen im ZNS von *Dysdera crocata* wird beschrieben.
3. Verschiedenheiten der postembryonalen Histogenese des Zentralnervensystems in qualitativer Hinsicht und in Beziehung zur allgemeinen Organogenese bei einigen Spinnentypen werden einander gegenübergestellt und in den Blickpunkt stammesgeschichtlicher Betrachtungen gerückt.

RÉSUMÉ

I. Ce travail présente et discute les résultats de recherches comparées sur le développement postembryonnaire des Araignées appartenant aux familles *Dysderidae*, *Lycosidae*, *Thomisidae*, *Argiopidae* et *Agelenidae*.

Nous nous sommes limités à l'étude du développement du système nerveux central, du fonctionnement des organes des sens, compte tenu de l'histologie du SNC des adultes, de l'éthologie de l'accouplement ainsi que de l'écologie de la couvée. La question de la nomenclature des stades postembryonnaires (M. VACHON, A. HOLM) est discutée, aussi bien du point de vue morphologique qu'écologique.

II. Contrairement aux résultats très divergents des analyses fonctionnelles des récepteurs tactiles et chimiques des Araignées adultes (DAHL, VOGEL, MILLOT, LIESEFELD, RABAUD), les premiers stades postembryonnaires montrent des réactions beaucoup plus spécifiques.

L'étude de la différenciation des organes sensoriels, en comparant la réponse à une excitation, permet de distinguer différents types d'évolution et de spécialisation dans l'ordre des Araignées. Partant d'un type « primitif » (*Dysderidae*) on peut discerner des types dont la vision est bonne (*Lycosidae*, *Thomisidae*) et des types à sens tactile évolué (*Argiopidae*, *Agelenidae*).

III. Discussion sur l'anatomie microscopique du système nerveux central étudiée au moyen de méthodes spéciales de coloration et d'imprégnation ainsi que sur la possibilité d'une analyse quantitative (HANSTRÖM).

Les structures cellulaires et fibrillaires de l'appareil de locomotion, des réflexes et de la coordination sont décrits. Nous mettons en évidence les grandes divergences de l'histogenèse de SNC des divers types d'Araignées du point de vue qualitatif, avec comparaison de quelques faits d'organogenèse générale.

SUMMARY

I. The results of comparative observations on the postembryonic development of spiders, belonging to the families *Dysderidae*,

Lycosidae, *Thomisidae*, *Argiopidae* and *Agelenidae* are explained and discussed.

This study was especially limited to the development of the central nervous system and of the sense organs, to the histology of the adult CNS, the ethology of mating habits and the ecology of the breeding period. The question of nomenclature of the post-embryonic stages is discussed (M. VACHON, A. HOLM), considering as well morphology as ecological facts.

II. In contradistinction to diverging results in the analyses of chemical and mechanical sense receptors of spiders (DAHL, VOGEL, MILLOT, LIESEFELD, RABAUD), the early postembryonic stages present much more specific reactions. The differentiation of the sense organs, compared by means of their response to a specific stimulus, shows that there are different evolutive types and specialisations within the order of spiders. Considering the family of *Dysderidae* in this investigation as a "primitive type" we can determine types having good eyesight (*Lycosidae*, *Thomisidae*) and of well-developed tactile senses (*Argiopidae*, *Agelenidae*).

III. Discussion on the microscopical anatomy of the central nervous system by means of special staining and impregnation techniques and on the possibilities of a quantitative functional analysis of the regions of the CNS (HANSTRÖM).

A description is given of the cellular and fibrous fine structure of the centres of locomotion, reflexes, and coordination. The differences of the histological formation of the CNS compared with the general morphogenesis of young spiders of different types are pointed out.

LITERATURVERZEICHNIS

I. TEIL. POSTEMBRYONALENTWICKLUNG DER ARANEIDEN

- FABRE, J. H. 1879. *Souvenirs entomologiques*. Serie 8, 9, 1919, 10^e édition.
GEER, DE C. 1778. *Mémoire pour servir à l'histoire des insectes*. Bd. VII, Stockholm.
GERHARDT, U. 1927. *Neue biologische Untersuchungen an einheimischen und ausländischen Spinnen*. Z. wiss. Biologie 8: 96-186.
— 1924. *Weitere Studien über die Biologie der Spinnen*. Arch. Naturgesch. 90: 85-170.

- HOLM, A. 1940. *Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen*. Zool. Bidrag fran Uppsala 19: 3-211.
- HENKING, H. 1891. *Die Wolfspinne und ihr Eicocon*. Zool. Jb. 5, Systematik, p. 185-210.
- HOLZAPFEL, M. 1935. *Experimentelle Untersuchungen über das Zusammenfinden der Geschlechter bei der Trichterspinne Agelena labyrinthica*. Z. vergl. Physiologie 22: 656-690.
- MEYER, E. 1928. *Neue sinnesbiologische Beobachtungen an Spinnen*. Z. Morph. und Oekol. der Tiere 12: 2-68.
- MENGE, A. 1866. *Preussische Spinnen*. Schr. Natf. Ges. Danzig, p. 1-4.
- ORELLI-SCHÜTZ, VON E. 1961. *Untersuchungen über die Entwicklung von Spinnen mit besonderer Berücksichtigung der Histogenese des Mitteldarms*. Verh. Naturf. Ges. Basel 72: 265-319.
- PECKHAM, G. and E. 1887. *On the mental powers of spiders*. Whitman's Journal of Morphology 1: 383-419.
- RABAUD, E. 1927. *L'instinct maternel chez quelques araignées*. C.R. Soc. Biol. 96: 779-780, No. 11.
- SIMON, E. 1891. *Observations biologiques sur les Arachnides, Araignées sociales*. Ann. Soc. entom. France 60: 5-14.
- VACHON, M. 1953. *Commentaire à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire chez les Araignées*. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 2^e ser. 25: 294-300.
- 1957. *Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées*. Bull. Soc. Zool. France, LXXXII: 5-6, 337-354.
- 1958. *Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées, 2^e note*. Bull. Soc. Zool. France, LXXXIII: 429-61.
- WALLSTABE, P. 1908. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Araneinen*. Zool. Jb. Anat. 26.

II. TEIL, ENTWICKLUNG DER SINNESORGANE

- BERTKAU, Ph. 1886. *Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen*. Arch. mikr. Anatom. Bd. 27: 589.
- BLUMENTHAL, H. 1935. *Untersuchungen über das „Tarsalorgan“ der Spinnen*. Z. Morph. Oekol. Tiere 29: 667-718.
- BRISTOWE, W. S. 1958. *The world of Spiders*. London.
- BÖSENBERG, W. 1901-3. *Die Spinnen Deutschlands*. Zoologica, Band 14, I. Lieferung.
- BUDDENBROCK, W. VON. 1952. *Vergleichende Physiologie, Bd. I, Sinnesphysiologie*, Birkhäuserverlag Basel.
- DAHL, F. 1884. *Das Gehör und Geruchsorgan der Spinnen*. Arch. mikr. Anat. 24.

- GAUBERT, P. 1890. *Note sur les organes lyriformes des Arachnides*. Bull. Soc. Philomath. Paris Bd. II, 47-53.
- GRABER, V. 1880. *Über das unicornale Tracheaten- und speciell das Arachnoiden- und Myriapodenaugen*. Arch. f. mikr. Anatomie 17: 58-93.
- HEIDER, K. 1890. In KORSCHULT und HEIDER, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte*. Jena 1890.
- HENTSCHEL, E. 1899. *Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen*. Zool. Jb. Anatomie 12: 509-534.
- HOMANN, H. 1928. *Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen*. Z. vergl. Physiol. 7: 201-267.
- 1931. *Das Sehvermögen der Lycosiden*. Z. vergl. Physiol. 14: 40-67.
- 1934. *Das Sehvermögen der Thomisiden*. Z. vergl. Physiol. 20: 420-429.
- 1947. *Der Lichtsinn von Aranea sexpunctata*. Biol. Zentralblatt 66: 251-261.
- 1953. *Die Entwicklung der Nebenaugen bei den Araneen*. Biol. Zentralblatt 8: 373-385.
- KASTON, B. J. 1935. *The slit sense organs of spiders*. J. Morph. 58: 189-209.
- KISHINOUE, K. 1891. *On the development of Araneina*. J. Coll. Sci. Tokyo 4: 55-88.
- 1891. *On the Lateral Eyes of spiders*. J. Coll. Sci., Tokyo, 4: 101-103.
- LIESENFELD, F. J. 1956. *Untersuchungen am Netz und über den Erschütterungssinn von Zygiella-x-notata*. Z. vergl. Physiol. 38: 563-592.
- 1961. *Über Leistung und Sitz des Erschütterungssinnes von Netzspinnen*. Biol. Zentralblatt 80: 465-475.
- MILLOT, J. 1946. *Sens chimique et sens visuel chez les Araignées*. L'Année Biologique, 3^e sér. 22, p. 2-19.
- 1949. *Ordre des Aranéides* in P. GRASSÉ. *Traité de Zoologie*, Paris, p. 589-743.
- VOGEL, H. 1923. *Über die Spaltsinnesorgane der Radnetzspinnen*. Jena Z. Naturwissenschaften 59: 171-208.
- WIDMANN, E. 1908. *Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen*. Z. wiss. Zool. 90: 259-308.
- WITT, P. N. 1952. *Ein einfaches Prinzip zur Deutung einiger Proportionen im Spinnennetz*. Behaviour 4: 172-189.
- 1954. *Ein biologischer Nachweis von Adrenochrom und seine mögliche Anwendung*. Helv. Physiol. Acta 12: 327-37.
- 1956. *Die Wirkung von Substanzen auf den Netzbau der Spinne als biologischer Test*. Springer Verlag, Heidelberg.
- 1964. *Laser Lesions and Spider Web Construction*. Nature, 201: 150-52.
- PALMGREN, P. 1936. *Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Trichobothrien bei Tegenaria derhami seop*. Acta Zool. Fennica 19: 1-28.

- PETERS, H. M. 1931. *Die Fanghandlungen der Kreuzspinne*. Z. vergl. Physiologie 15: 693-742.
- 1953. *Beiträge zur vergleichenden Ethologie und Oekologie tropischer Webspinnen*. Z. Morph. Oekol. Tiere 42: 278-306.
- 1954. *Worauf beruht die Ordnung im Spinnennetz?* Umschau 12: 368-370.
- 1956. *Wie die Spinnen Seide machen*. Umschau 18: 556-559.
- PRINGLE, W. S. 1954. *The function of the lyriform organs of Arachnids*. J. Exp. Biol. 32, 1955.
- RABAUD, E. 1922. *Recherches expérimentales sur le comportement de diverses Araignées*. L'Année psychologique 22, 1922.

III. TEIL, ENTWICKLUNG DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

- BAUMHAUER, M. 1921. *Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems der Spinnen*. Inauguraldissertation, Bonn, Auszug. p. 1-10.
- GABE, M. 1954. *La neuro-sécrétion chez les Invertébrés*. Ann. Biol. Paris, 30: 45-62.
- 1954. *Emplacement et connexions des cellules neurosécrétrices chez quelques Araneides*.
- 1955. *Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Arachnides*. Arch. Anat. Micr. Morph. Exp. 44: 351-383.
- HANSTRÖM, B. 1919. *Zur Kenntnis des centralen Nervensystems der Arachnoiden und Pantapoden*. Inauguraldissertation Lund, p. 1-191.
- 1921. *Über die Histologie und vergleichende Anatomie der Sehganglien und Globuli der Araneen*. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. 61: 1-39.
- 1926. *Untersuchungen über die relative Grösse der Gehirnzentren verschiedener Arthropoden unter Berücksichtigung der Lebensweise*. Zeitschr. f. mikr.-anatom. Forschung VII, p. 136-189.
- 1928. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere*. Berlin, 628 Seiten.
- 1935. *Fortgesetzte Studien über das Araneengehirn*. Zool. Jahrbuch Anat. 59: 455-478.
- HEYMONS, R. 1899. *Über bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken*. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, p. 363-371.
- HIS, W. 1887. *Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo*. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt. 368-378.
- HOLMGREN, N. 1916. *Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten*. Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl. 5: 1-303.

- JANECK, R. 1910. *Das Gehirn und Bauchmark der Spinnen*. Verh. Ges. deutscher Naturf. und Ärzte 82: 165-168.
- KÜHNE, H. 1959. *Die neurosekretorischen Zellen und der retrocerebrale neuro-endokrine Komplex von Spinnen*. Zool. Jb. Anat. 78: 528-599.
- LEGENDRE, R. 1954. *Sur la présence de cellules neurosecretrices dans le système nerveux central des Aranéides*. C. R. Acad. Sci. 238: 1267-1268.
- 1954. *Données anatomiques sur le complexe neuroendocrine rétro-cérébral des Aranéides*. Ann. Sci. Nat. Zool. 11^e série, p. 220-226.
- 1956. *Les éléments neurosécréteurs de la masse nerveuse et leur cycle d'activité chez les Aranéides*. C. R. Acad. Sci. Paris 2422, p. 2255-56.
- 1956. *Sur l'origine embryologique et la répartition métamérique des cellules neurosécrétrices chez les Araignées*. C. R. Acad. Sci. Paris 242: 2405-07.
- 1958. *Sur la structure du complexe endocrine rétro-cérébral de l'Araignée Scodra calceata*. C. R. Acad. Sci. 246: 3671-3677.
- 1959. *Contribution à l'étude du système nerveux des Aranéides*. Ann. Sc. Nat. Zool. 28: 343-474.
- SAINT-RÉMY, C. 1887. *Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéales*.
- SCHARRER, B. 1939. *The differentiation between neuroglia and connective tissue sheet in the cockroach (Periplaneta americana)*. J. Comp. Neurol. 70: 77-88.
- SCHIMKEWITSCH, W. 1884. *Etude sur l'anatomie de l'Epeire*. Ann. Sci. Nat. Zool. 17: 1-94.
- STEOPOE, J. et F. DORNESCO. 1935. *Etude sur l'anatomie du système nerveux des insectes pendant la métamorphose*. Arch. Zool. Expér. et Gen. 78: 99-112.
- VIALLANES, H. 1893. *Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes de sens des animaux articulés*. Ann. Soc. Nat. Zool. 14: 405-456.
- ZIEGLER, E. 1912. *Die Gehirne der Insekten*. Naturwissenschaftliche Wochenschrift 27: 431-442.

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

	<i>Neuronenkalotte</i>	vBr	vordere Brücke
Mn	Motoneurone	hBr	hintere Brücke
Vn	Verbindungsneurone	Pc	Protocerebrallobus
Sn	Schaltneurone	S ₁	Sehnerv der convertierten Augen
Gl	Globulizellen	S ₂	Sehnerv der invertierten Augen
NZ	Neurosekretorische Zellen	L	Sehzentrum der invertierten Augen
Gli	Gliazellen	Cp	<i>Corpora pedunculata</i>
As	Asterocyten	F	Nervenfaser
Sa	Satellitenzellen	IF	longitudinale Faserstruktur
	<i>Fasern und Faserzüge</i>	Abd. G.	Abdominalganglion
sF	sensorische Fasern		<i>Epithelien des ZNS</i>
VF	Verbindungsfasern	Pe	Perilemma
Ax	Axone	Ne	Neurallamelle
Fi	Fibrillen	Bl	Blutgefäße
E	Endverzweigungen		<i>Organanlagen der Jungtiere</i>
Kom	Kommissuren	R	Rückengefäß
Kon	Konnektive	Sp	Spinnwarzen
Fa	Faserbündel	ZNS	Zentralnervensystem
	<i>Spezielle Faserstrukturen</i>	Do	Dotterschollen
Sp	Spiralstruktur der Gehbeinganglien	St. E	Stoffwechsel-Endprodukte
Ep	Einstrahlungspunkt nach Hanström	Ch	Cheliceren
CK	Zentralkörper	Au	Augen
St	Sternfigur	P	Pionierfasern
Lg	<i>Lamina ganglionaris</i>	Fa	Faserbündel
Lgl	<i>Lamina glomerularis</i>	Ma	Marginalzellen
vFi	vordere Fibrillärmasse		

TAFEL 1

Abb. 1

Cocongespinst von *Dysdera crocata*
aus gleichmässigen, feinen Fäden bestehend (Vergr. 1:250).

Abb. 2.

Cocongespinst von *Lycosa saccata* aus feinen Fäden
mit viel eingelagerter amorpher Kittmasse bestehend (Vergr. 1:250).

Abb. 3.

Cocongespinst von *Xysticus cristatus*
aus feinen Fäden mit wenig eingelagerter amorpher Kittmasse bestehend
(Vergr. 1:250).

Abb. 4.

Cocongespinst von *Aranea cornuta*
aus Spinnfäden verschiedener Struktur bestehend (Vergr. 1:250)
(a = innere, b = äussere Gespinstkammer).

Abb. 5.

Cocongespinst von *Agelena labyrinthica*
aus Spinnfäden verschiedener Struktur bestehend (Vergr. 1:250)
(a = innere, b = äussere Gespinstkammer).

TAFEL II

Abb. 6.

Motoneurone (Mn) der Extremitäten und „Spiralstruktur“ (Sp)
der Fasermasse der Gehbeinganglien.
Agelena labyrinthica Parasagittalschnitt 1:250.

Abb. 7.

Motoneurone (Mn) Verbindungs- (Vn) und Schaltneurone (Sn)
in der Neuronenkalotte der *Cauda equina* von *Agelena labyrinthica*
Parasagittalschnitt 1:200.

Abb. 8.

Verbindungsneurone (Vn) in Reihen angeordnet, im frontalen Protocerebrum
auf der Höhe des Cerebralganglions.
Agelena labyrinthica. Parasagittalschnitt 1:250.

Abb. 9.

Schaltneurone (Sn) des Zentralkörpers mit dichtem Kernchromatin
neben Verbindungsneuronen (Vn), deren Kernchromatin granuliert erscheint.
Lycosa saccata Parasagittalschnitt 1:200.

TAFEL III

Abb. 10.

Kleine chromatinreiche Globulizellkerne (Gl) der *Corpora pedunculata* neben granulierten Kernen protocerebraler Verbindungsneurone (Vn).

Lycosa saccata Parasagittalschnitt 1:200.

Abb. 11.

Suboesophagealer Ganglienkomplex mit neurosekretorischen Zellen (NZ) im Bereiche der Gefäße (Bl) neben Motoneuronen (Mn) und Verbindungsneuronen (Vn).

Agelena labyrinthica Parasagittalschnitt 1:100.

Abb. 12.

Grosse neurosekretorische Zelle (NZ) mit fibrillärem Axon (Ax) im Abdominalganglienkomplex von

Aranea cornuta Parasagittalschnitt 1:250.

Abb. 13.

Charakteristische „Zierring-Formation“ (Kernmembran + Nucleolus) des Kernes einer neurosekretorischen Zelle.

Aranea cornuta Transversalschnitt 1:600.

TAFEL IV

Abb. 14.

Spindelförmige Gliazellen (Gli) im efferenten Nerv der Cheliceren.

Agelena labyrinthica Parasagittalschnitt 1:400.

Abb. 15.

Verteilung der Gliazellen (Gli) im Gebiet des dorsalen Perilemmas (Pe) der suboesophagealen Ganglien.

Tetragnatha extensa Parasagittalschnitt 1:350.

Abb. 16.

Grosser Astrocyt (As) mit Vakuole, Cytoplasmaausläufern und Satellitenzellen (Sa).

Agelena labyrinthica Parasagittalschnitt 1:600.

Abb. 17.

Mikrogliazellen (Gli) im Neuropilem des Protocerebrums.

Agelena labyrinthica Parasagittalschnitt 1:700.

Abb. 18.

Verlauf der die Extremitätenganglien begrenzenden Neurallamellen (Ne).

Agelena labyrinthica Transversalschnitt 1:150.

Abb. 19.

Aufsteigende sensorische Fasern (sF) aus den Abdominalganglien,
fusiforme Gliazellen (Gli) in Gefäßsnähe.

Agelena labyrinthica Parasagittalschnitt 1:150.

TAFEL V

Abb. 20.

Querkommissuren des Bewegungsapparates mit ipsilateralen
und interganglionären Fasern.

Agelena labyrinthica Transversalschnitt 1:200.

Abb. 21.

Mehrere Längskonnektive übereinander im suboesophagealen Teil
des ZNS von *Aranea cornuta*.

Parasagittalschnitt 1:200.

Abb. 22.

Formation bzw. Aufspaltung efferenter/afferenter Faserzüge
in einem Gehbeinganglion von *Dysdera crocata*.
(Endverzweigungen (E), Faserbündel (Fa).

Transversalschnitt 1:400.

Abb. 23.

Einströmung der Verbindungsfasern (Kon)
von ventral in den Zentralkörper (CK).

Lycosa saccata Parasagittalschnitt 1:150.

Abb. 24.

Eindringen der Fasern (F) der Schaltneurone (Sn)
von caudal in den Zentralkörper (CK).

Agelena labyrinthica Transversalschnitt 1:350.

Abb. 25.

Sternfigur (St) gebildet durch nach allen Seiten gerichtete Verbindungsfasern
des Cerebralganglions.

Lycosa saccata Transversalschnitt 1:80.

TAFEL VI

Abb. 26.

Lamina ganglionaris (Lg), vordere Fibrillärmasse (v Fi)
und *Lamina glomerularis* (Lgl) eines convertierten Auges von *Lycosa saccata*.

Parasagittalschnitt 1:350.

Abb. 27.

Vordere doppelte Brücke (v Br) von *Lycosa saccata*.
Transversalschnitt 1:200.

Die Anatomie der Lobi optici verschiedener Spinnen im Vergleich (Abb. 28).

A) *Dysdera croc.*

DYSDERIDAE

B) *Lycosa saccata*

LYCOSIDAE

C) *Xysticus crist.*

THOMISIDAE

D) *Aranea cornuta*

ARGIOPIDAE

E) *Agelena labyrinthica*

AGELENIDAE

TAFEL VII

Abb. 29.

Dreigeteilter Sehnerv (S_1) und dreigeteilte *Lamina ganglionaris* (Lg)
der convertierten Augen von *Aranea cornuta*.
Transversalschnitt 1:250.

Abb. 30.

Sehnerv (S_2) und Sehzentrum (L) der invertierten Augen von *Aranea cornuta*.
Transversalschnitt 1:200.

Abb. 31.

Reichliche fibrilläre Strukturen in den Abdominalganglien (Abd. G)
der Netzspinne *Agelena labyrinthica*.
Transversalschnitt 1:100.

Abb. 32.

Spärliche fibrilläre Strukturen in den Abdominalganglien (Abd. G)
der Wolfspinne *Lycosa saccata*.
Transversalschnitt 1:100.

Abb. 33.

Vordere einfache Brücke (v Br) von *Agelena labyrinthica*.
Transversalschnitt 1:80.

Abb. 34.

Zusammenhängende *Lamina ganglionaris* (Lg) der invertierten Augen
von *Agelena labyrinthica*.
Transversalschnitt 1:200.
(Vergl. entsprechende Bildung bei *Aranea cornuta* Abb. 29).

TAFEL VIII

Abb. 35.

Corpora pedunculata (Cp) in ihrer maximalen Ausdehnung im Protocerebrum
von *Lycosa saccata*.

Transversalschnitt 1:150.

Abb. 36.

Grosse Faser (sog. Kolossalfaser F) im Bereiche des Pedipalpenganglions
von *Dysdera crocata*.

Transversalschnitt 1:350.

Abb. 37.

Longitudinale Faserstruktur (LF) im Protocerebrum von *Dysdera crocata*.

a) Transversalschnitt 1:100.

b) Sagittalschnitt 1:200.

TAFEL IX

Abb. 38.

Dysdera crocata.

Jungtier frisch geschlüpft, Parasagittalschnitt 1:100.

Abb. 39.

Agelena labyrinthica.

Jungtier frisch geschlüpft, Parasagittalschnitt 1:100.

Abb. 40.

Dysdera crocata.

Jungtier nach der 3. Häutung, Parasagittalschnitt 1:60.

Abb. 41.

Agelena labyrinthica.

Jungtier nach der 3. Häutung, Parasagittalschnitt 1:60.

Abb. 42.

Bogenstruktur der Fasern des 3. Gehbeinganglions von *Aranea cornuta*.
Parasagittalschnitt 1:400.

a) Stadium der *Pionierfasern*
(nach der 2. Häutung)

b) voll funktionsfähiger Zustand
(Adulttier)

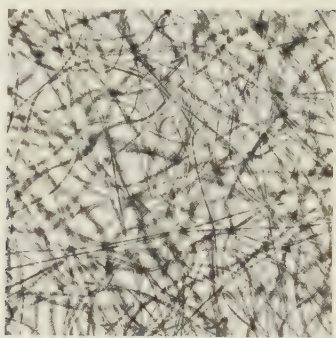


Abb. 1.

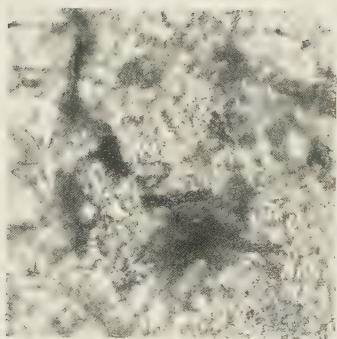


Abb. 2.

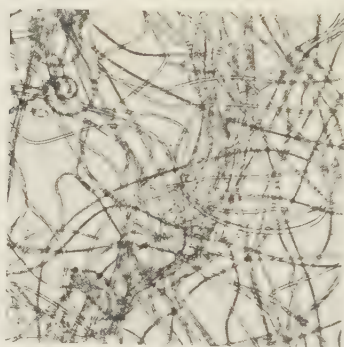
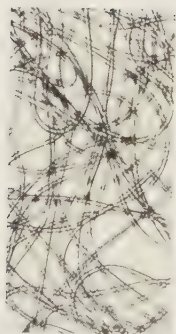
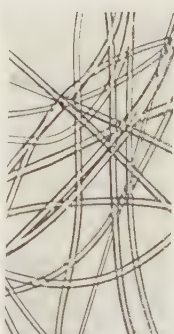


Abb. 3.

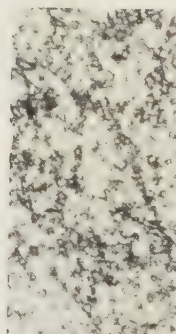


a

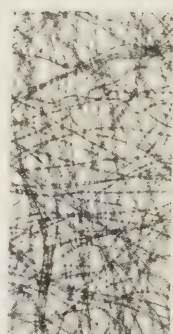


b

Abb. 4.



a



b

Abb. 5.

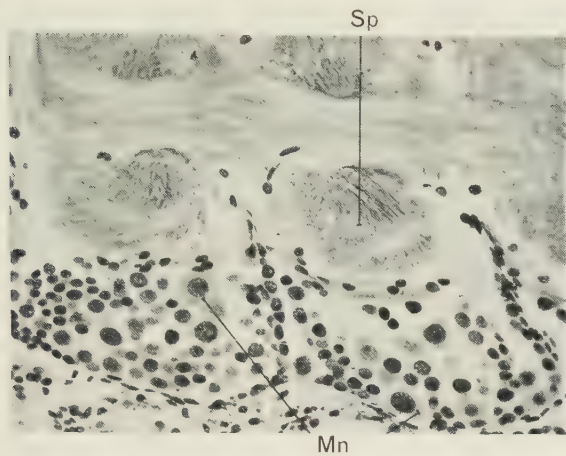


Abb. 6.

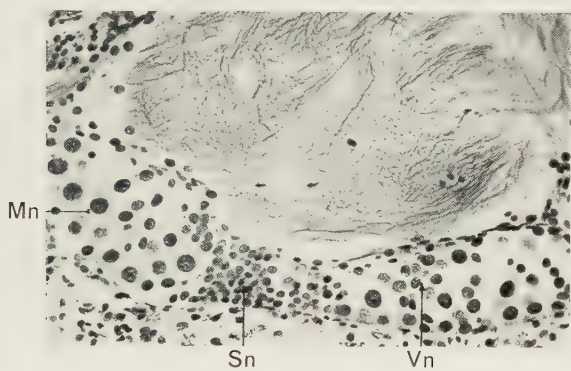


Abb. 7.

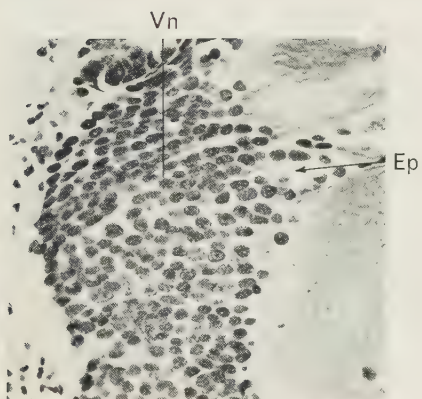


Abb. 8.

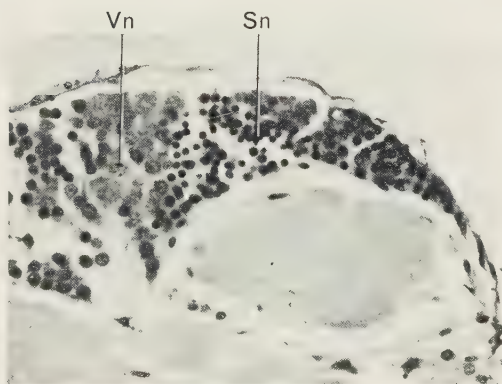


Abb. 9.

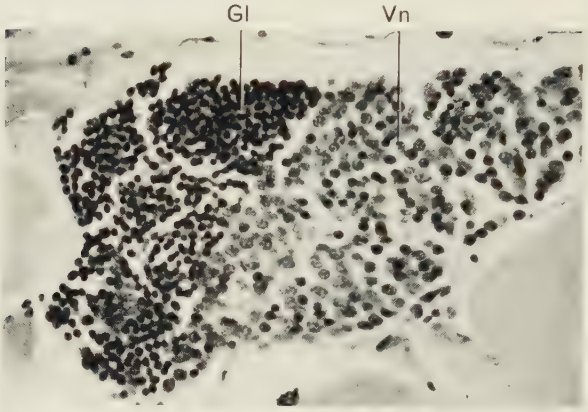


Abb. 10.

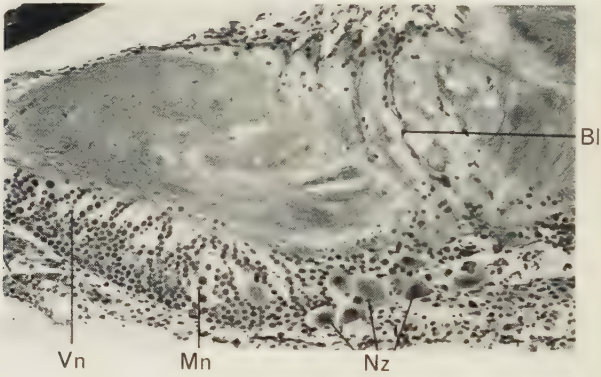


Abb. 11.

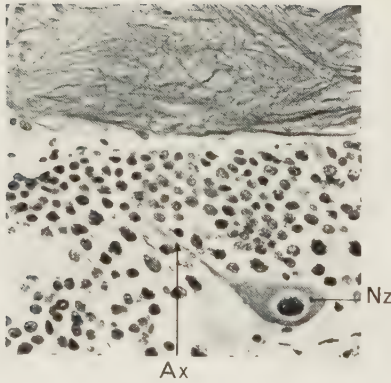


Abb. 12.

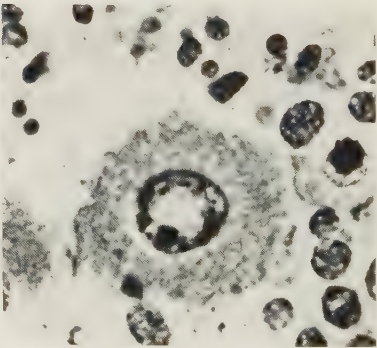


Abb. 13.

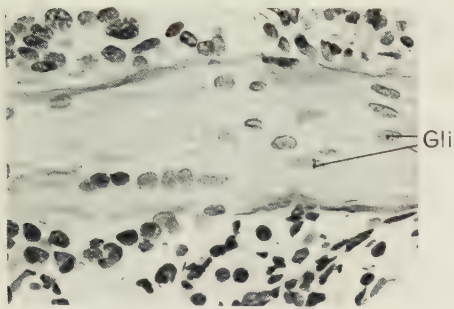


Abb. 14.

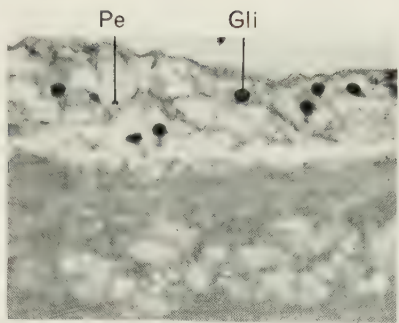


Abb. 15.

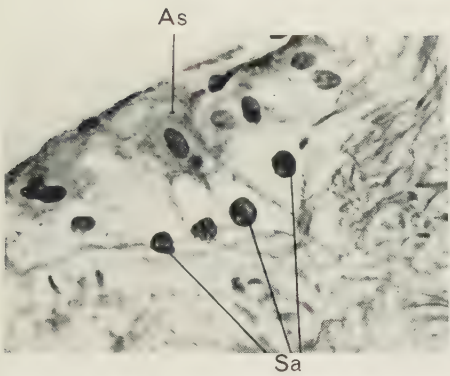


Abb. 16.

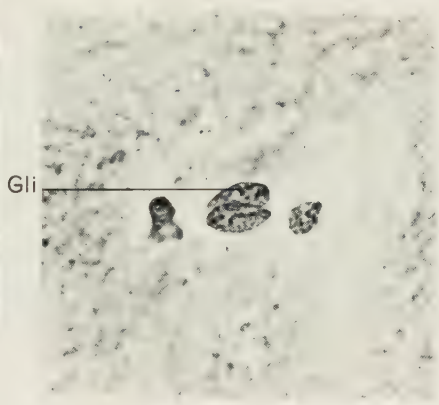


Abb. 17.

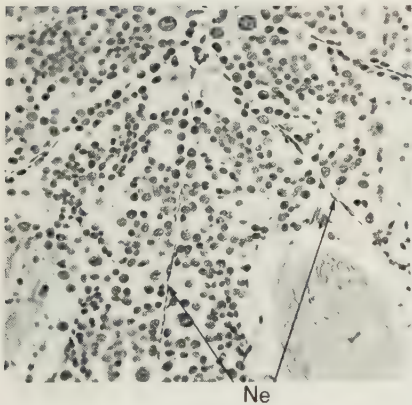


Abb. 18.

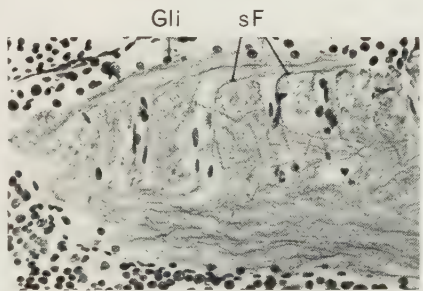


Abb. 19.

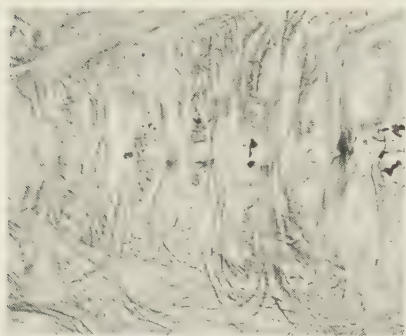


Abb. 20.

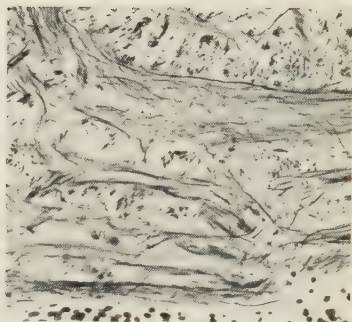


Abb. 21.

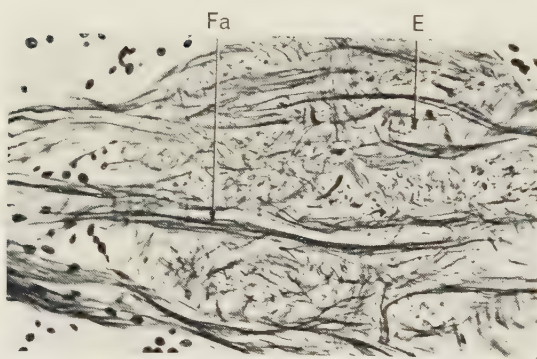


Abb. 22.

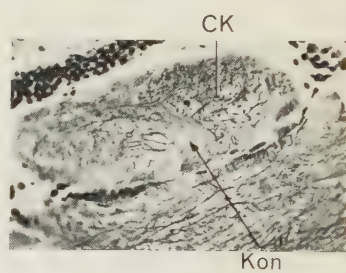


Abb. 23.

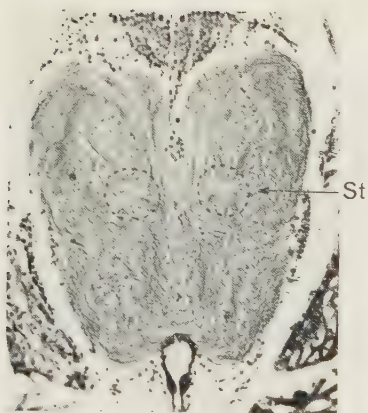


Abb. 25.

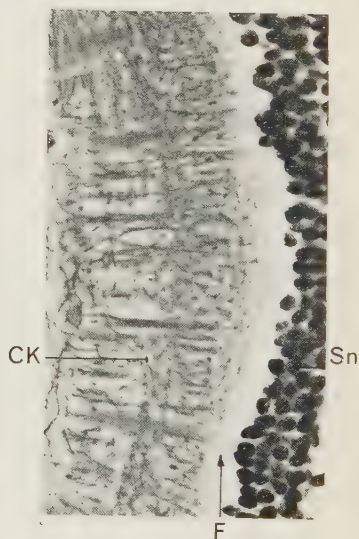


Abb. 24.

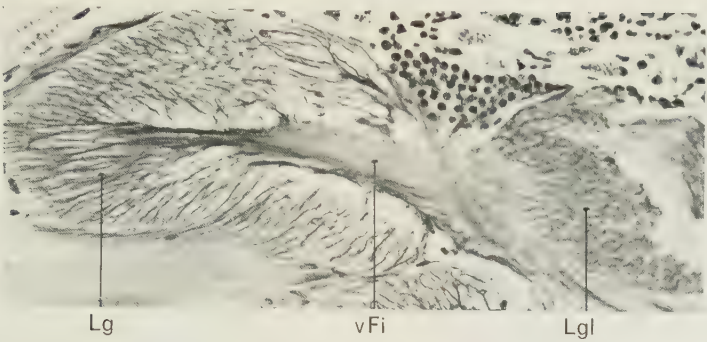


Abb. 26.

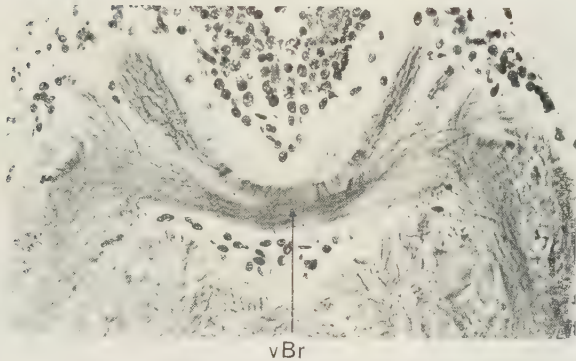


Abb. 27.

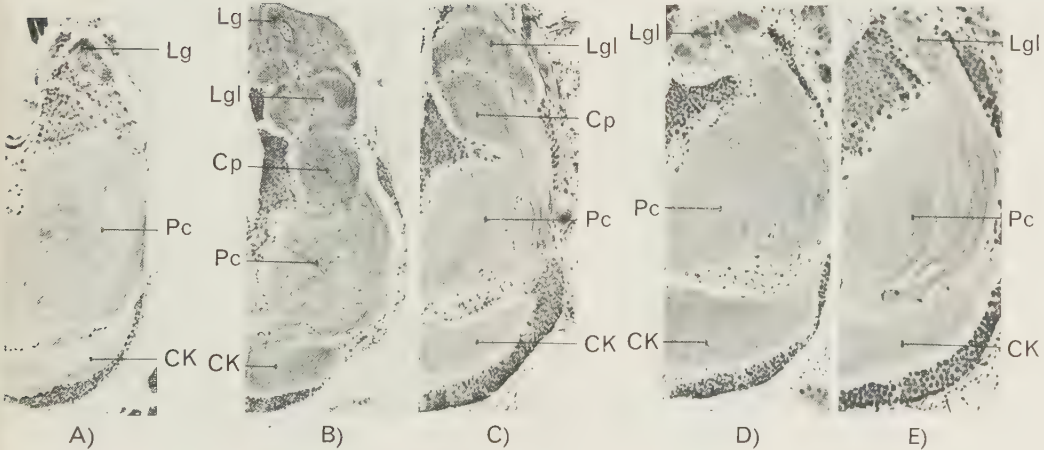


Abb. 28.

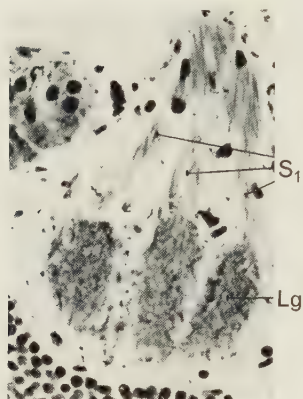


Abb. 29.

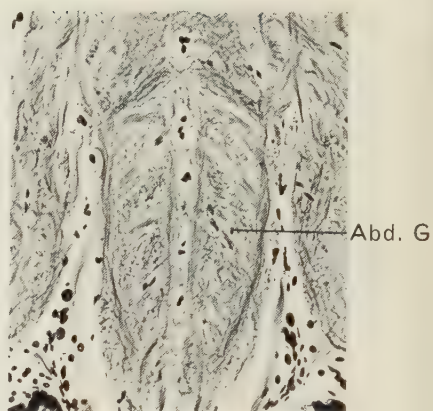


Abb. 31.

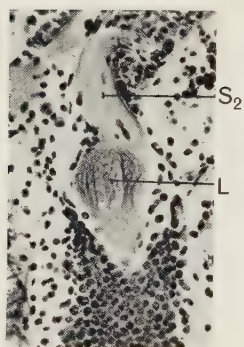


Abb. 30.

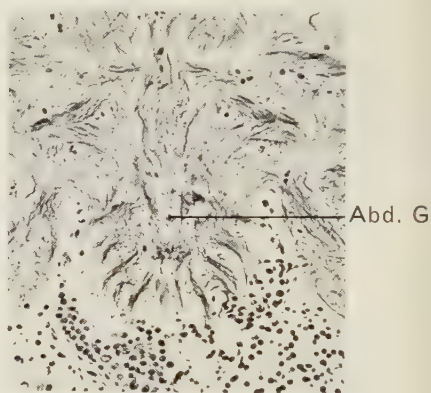


Abb. 32.

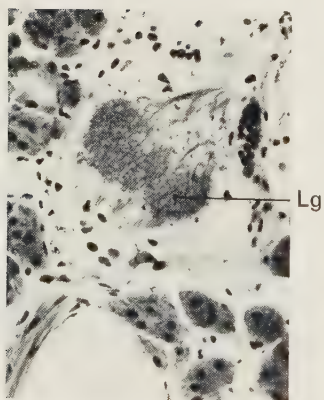


Abb. 34.

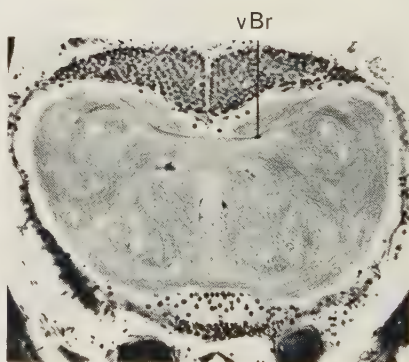


Abb. 33.

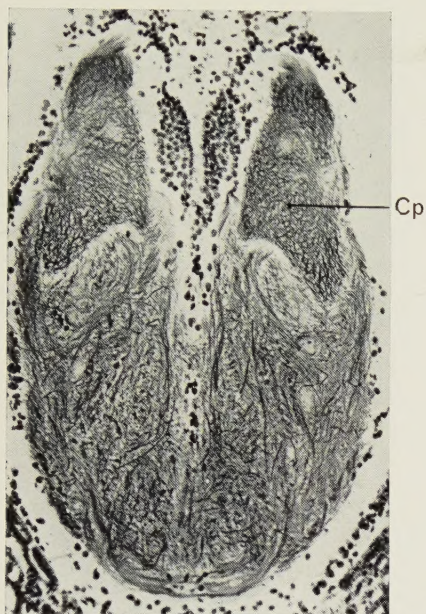


Abb. 35.

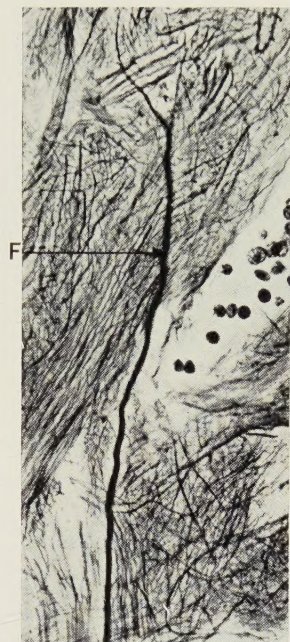
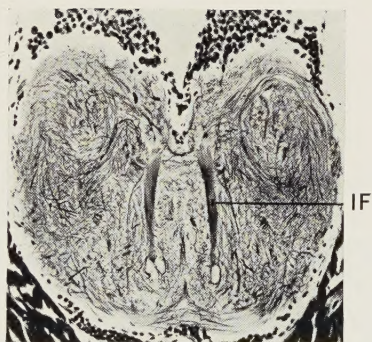


Abb. 36.



a)



b)

Abb. 37.

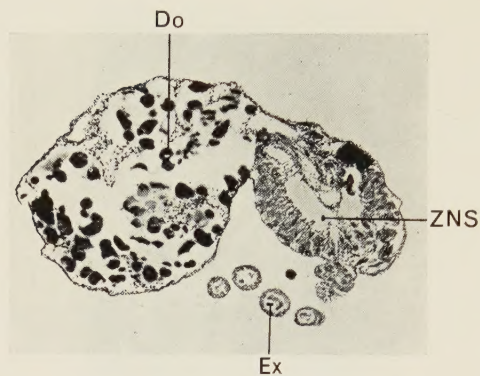


Abb. 38.

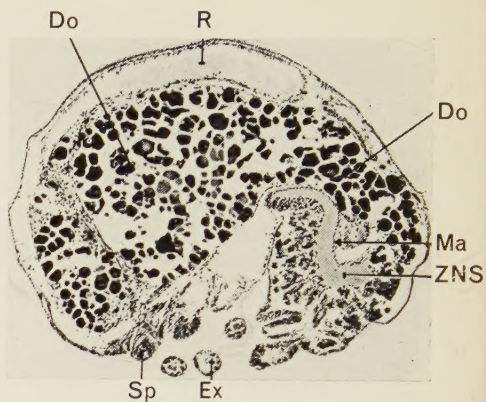


Abb. 39.

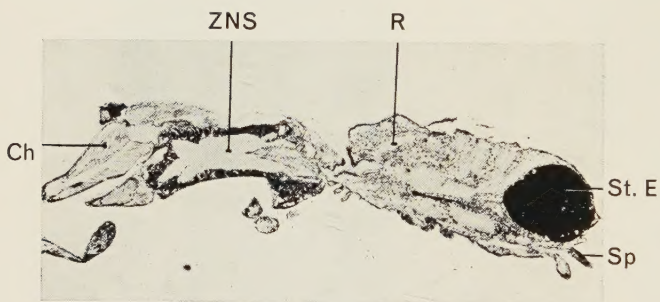
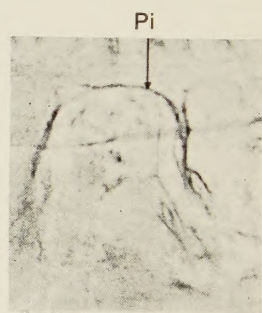


Abb. 40.



a)



b)

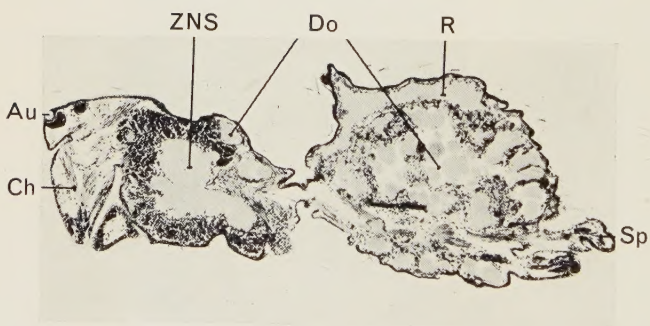


Abb. 41.

Abb. 42.

